

KONINKLIJKE NEDERLANDSCHE AKADEMIE VAN
WETENSCHAPPEN

PROCEEDINGS

VOLUME XLI

No. 10

President: J. VAN DER HOEVE

Secretary: M. W. WOERDEMAN

CONTENTS

- JORDAN, H. J., Frl. C. E. SLUITER und N. POSTMA: "Die Regulierung des Muskeltonus durch die Ganglia pedalia bei *Helix pomatia* L. nach dem Schema der Koordination oder der Isostasie", p. 1032.
- VENING MEINESZ, F. A.: "The coming Gravity Expedition of Dr. W. NIEUWENKAMP", p. 1044.
- ORNSTEIN, L. S.: "On the theory of liquid crystals", p. 1046.
- ORNSTEIN, L. S., J. M. W. MILATZ, E. F. M. VAN DER HELD and W. MAAS: "A sensitive method for the measurement of excitationfunction of artificial radioactivity", p. 1049.
- BRINKMAN, H., L. S. ORNSTEIN and W. LANGENDIJK: "Photographic sensitometry for beta-ray spectra", p. 1051.
- ORNSTEIN, L. S., J. M. W. MILATZ, H. TEN KATE and M. MIESOWICZ: "The conditions for the quantitative operation of a GEIGER—MÜLLER Counter for β -rays". The ionising power of β -rays as a function of their velocity, p. 1055.
- CORPUT, J. G. VAN DER, und H. J. BACKER: "Reaktionsgeschwindigkeit von Gemischen". I. Bimolekulare Reaktion von zwei gemischten Substanzen mit einer dritten Substanz, p. 1058.
- BAAS BECKING, L. G. M.: "On the cause of the high acidity in natural waters, especially in brines", p. 1074.
- SCHOUTEN, J. F.: "The perception of subjective tones". (Communicated by Prof. G. HOLST). (With one plate), p. 1086.
- HELD, E. F. M. VAN DER: "The value of $G^2|M|^2$ in the theory of the β -spectra". (Communicated by Prof. L. S. ORNSTEIN), p. 1094.
- MEIJER, C. S.: "Integraldarstellungen WHITTAKERScher Funktionen". (Communicated by Prof. J. G. VAN DER CORPUT), p. 1096.
- MEIJER, C. S.: "Ueber die KUMMERSche Funktion ${}_1F_1(a; b; z)$ ". (Communicated by Prof. J. G. VAN DER CORPUT), p. 1108.
- EIJK, M. VAN: "Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster Tripolium*". (Communicated by Prof. J. C. SCHOUTE), p. 1115.
- MAREZ OYENS, F. A. H. W. DE: "Preliminary note on the occurrence of a new ammonoid fauna of Permian age on the island of Timor". (Communicated by Prof. H. A. BROUWER), p. 1122.
- BRUMMELKAMP, R.: "Ueber das Verhältnis der Oberfläche des Frontalhirns zu derjenigen des ganzen Gehirnes bei höheren Affen und Menschen". (Communicated by Prof. C. U. ARIËNS KAPPERS), p. 1127.
- ADDENS, J. L.: "The presence of a nucleus of BELLONCI in reptiles and mammals". (Communicated by Prof. C. U. ARIËNS KAPPERS), p. 1134.

- DROOGLEEVER FORTUYN, J.: "The systematic arrangement of fibres in capsula interna, thalamus opticus and pes pedunculi". (Communicated by Prof. B. BROUWER), p. 1146.
- FLU, P. C.: "Le kation Mg^{++} et la lyse de *Bacterium megatherium* par le Bactériophage antimegatherium". (Communicated by Prof. J. VAN DER HOEVE), p. 1156.

Comparative Physiology. — *Die Regulierung des Muskeltonus durch die Ganglia pedalia bei Helix pomatia L. nach dem Schema der Koordination oder der Isostasie.* Von H. J. JORDAN, Frl. C. E. SLUITER und N. POSTMA. (Aus dem Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

In älteren Versuchen hat JORDAN sich zu zeigen bemüht, dass die Bewegungen und der Tonus bei den niederen Tieren an und für sich Funktionen der peripheren Organe, also nicht des eigentlichen Gangliensystems sind. Bei den Schnecken z.B. kann man das Nervenetz, welches BIEDERMANN (1905, 1906) im Hautmuskelschlauch von *Helix pomatia* gefunden und beschrieben hat, mit dem Rückenmark der Vertebraten vergleichen; das Gangliensystem entspräche demnach dem Encephalon der Wirbeltiere und die sog. Nerven, durch welche es mit den Nervenetzen verbunden ist, wären intrazentrale Bahnen. Prinzipiell, wenn auch praktisch keineswegs überall, würde dementsprechend auch ohne Ganglien eine solche Schnecke kriechen können, der Tonus würde sich behaupten u.s.w. und die Aufgabe der höheren Zentren wäre lediglich, die periphere Funktion irgendwie zu regulieren, d.h. den momentanen Bedürfnissen des Organismus und den momentanen Anforderungen der Umwelt anzupassen. Unser Problem lautete daher bei allen entsprechenden Forschungen: mit welchen kausal bestimmbaren physiologischen Mitteln greift ein Ganglion in die Funktion der Peripherie regelnd ein? Ältere Versuche (zusammengefasst JORDAN 1918) erlaubten eine vorläufige Zusammenfassung dieser Mechanik.

Die verschiedenen Ganglien regeln *spezifisch* bestimmte Funktionen, näml. das Cerebralganglion die Bewegung (schnelle Kontraktion, motorische Reflexe), die Pedalganglien dahingegen regulieren den Tonus, d.h. im wesentlichen den Viskositätsgrad der glatten, den Hautmuskelschlauch bildenden Muskeln. Denn, wie oft dargetan, der Tonus, in erster Linie also das Festhalten einer bestimmten Länge des Muskels, beruht auf Bremsung muskulärer Dehnbarkeit durch die Viskosität des Stoffes, in welchen die beweglichen Moleküle oder Mizellen eingebettet sind. Vermutlich ist diese Intermizellarsubstanz ihrerseits Trägerin der langsamen Kontraktion, deren Residuum der tonische Zustand (Dauerverkürzung und Viskosität) ist.

Je höher ein Wirbeltier im System steht, desto abhängiger ist (nach SHERRINGTON und seiner Schule) seine Reflextätigkeit vom Encephalon. Beim Rückenmarkspräparat von höheren Affen ist es unmöglich Reflexe zu erzeugen. Jeder Reflex beruht auf Summierung zahlreicher zuströmender Impulse und an dieser Summe darf daher bei höheren Affen die

zuströmende Erregung aus höheren Zentren nicht fehlen. Die dem Rückenmark zentral zuströmende Erregung kann motorischer oder hemmender Art sein; bei der antagonistischen Anordnung der Muskeln des Wirbeltiers sind Kontraktionen bestimmter Muskeln in der Regel verbunden mit der Hemmung ihrer Antagonisten.

Bei niederen Tieren, wie z.B. Coelenteraten und Schnecken, kommt ein solcher fester Antagonismus nicht vor. Im Prinzip ist der Einfluss der Ganglien auf die periphere Funktion zwar gleich demjenigen, den wir bei den Wirbeltieren kennen, aber in seiner Struktur ist er viel einfacher. Dieser Einfluss scheint, nach allem was wir wissen, überhaupt nicht die Struktur des Geschehens (mehr oder weniger Erregung oder Hemmung je einzelner Muskelgruppen in bestimmter Ordnung), sondern lediglich die Gesamtheit der einzelnen Erscheinungen quantitativ zu verändern, d.h. zu verstärken oder zu schwächen und dadurch gegebenen Falls eine Bewegung auszulösen oder zu unterdrücken; kurz die Regulierung beschränkt sich auf Veränderung von *Quantitäten* geordneter Bewegungen.

Wir untersuchen allerdings in der Regel nur die einfachen Erscheinungen, die man experimentell hervorrufen kann, nicht aber komplizierte Reflexe oder Handlungen, wie sie z.B. bei Schnecken während der Kopulation beschrieben worden sind. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Erscheinungen in Struktur und Quantität von den höchsten Ganglien erzeugt werden.

Unter experimentellen Bedingungen sind alle Funktionen in der Peripherie in übertriebenem Masse vorgebildet und ist es Aufgabe der Zentren, sie zu hemmen und dadurch normal zu gestalten. Uebertriebene Bewegungen, zu niedere Reizschwellen finden wir nach Exstirpation des Cerebralganglions, übertriebenen Tonus nebst bestimmten Aenderungen der tonischen Dehnungskurve nach Exstirpation der Pedalganglien.

JORDAN (1901, 1905b, 1907, 1918, 1929a, b, 1935, 1938) hat von jeher die Resultate in einem Schema zusammengefasst, welches wir das Prinzip der „Koordination“ oder der „Isostasie“ nennen können. Dieses Schema hat zunächst rein phänomenologische Bedeutung. *Wie die Impulse zwischen den Ganglien und den peripheren Nervennetzen nebst der Muskulatur verlaufen, wissen wir nicht.* Es wird noch Jahre schwieriger Arbeit benötigen, ehe wir die Funktion der Nerven hinlänglich kennen, um die kausale Analyse solcher Koordinationen vervollständigen zu können. „Isostasie“ ist ein Bild, welches die Beziehung zwischen Ganglien und Peripherie in den Grundzügen zu beschreiben, ja in vielen Fällen vorauszusagen erlaubt. Jedes Ganglion beteiligt sich auf bestimmte Weise am Gesamteffekt einer Reaktion. Dieses Eingreifen hängt in erster Linie vom *Aktivitätszustand* des Ganglions und von dessen Verhältnis zum *Aktivitätszustand* der Peripherie ab. Die Resultante, die wir messen und mit der Quantität der Reaktion nach Exstirpation des Ganglions vergleichen, lässt sich voraussagen, nach dem Schema der Koordination d.h. *des Strebens, Gleichheit des Aktivitätsgrades aller Teile zu erzeugen.*

Dass eine solche Koordination eine grosse Rolle spielen muss, zeigt das Aeussere einer jeden Schnecke, Aktinie u.s.w. Sobald nämlich bei einem

Individuum der tonische Zustand der ruhenden Gesamtmuskulatur nicht überall der gleiche ist, kann man sicher sein, dass das Tier irgendwie nicht unter normalen Bedingungen verkehrt. Der Tonus ist an sich grossen Schwankungen unterworfen, doch wirkt die Ursache dieser Schwankungen immer auf alle peripheren Areale auf im Prinzip gleiche Weise. Oertliche Schwankungen, wie sie für abnormale Tiere charakteristisch sind, müssen sich bei normalen Exemplaren immer bald ausgleichen. Es tritt eine neue Ordnung auf, die auf Tonusverschiebung beruhen muss, die ihrerseits offenbar durch die vorhergehende Gleichgewichtsstörung selbst irgendwie verursacht wird. Diese Erscheinung nennen wir „Isostasie“ oder „Ausgleich“.

Auf eine derartige Wechselwirkung zwischen Erregungs-(Aktivitäts-)Zuständen der die Bewegung und den Tonus produzierenden und beherrschenden Organe, weisen zahlreiche Versuche, vor allem über die Regulierung der genannten Funktionen durch die zentralen Ganglien hin. In früheren Jahren hat JORDAN versucht die Isostasie wie folgt darzutun. Wenn der Grad des Einflusses beider Gangliensysteme ihrem eigenen Tätigkeitszustande entspricht, so muss Aenderung dieses Tätigkeitszustandes auf voraussagbare Weise die Funktionen der Muskulatur beeinflussen. Die Mittel zu solch einer experimentellen Beeinflussung sind zunächst noch recht primitiv; allein die Ergebnisse der Versuche zeigen immer wieder, dass ihnen eine hinreichend definierbare Zustandsänderung der Ganglien entspricht. Wie früher schon I. M. SETSCHENOFF fand, genügt das Aufbringen von Kochsalz auf Zentra um sie verhältnismässig lange Zeit in einen wesentlich gesteigerten Aktivitätszustand zu versetzen¹⁾.

Auf analoge Weise erniedrigt nach den älteren und unsern neueren Erfahrungen das Aufbringen von Kokainlösung 1 bis 2 % diesen Zustand auf befriedigend konstante und dauernde Weise. Eine wesentliche Verbesserung der Resultate durch feinere Dosierung der betreffenden Mittel hat sich auch jetzt wieder nicht ergeben. Tastende Versuche mit verschiedenen Kokainkonzentrationen bestätigen zunächst, dass innerhalb recht weiter Grenzen die Resultate der Kokainisierung nicht wesentlich schwanken. Allerdings muss man unbedingt darauf achten, nicht soviel Kokain anzuwenden, dass das Ganglion seine Reizbarkeit verliert. Wir warten nach jedem Eingriff lang genug, um die erste eigentliche Reizwirkung²⁾ abklingen zu lassen. So erhalten wir vier Zustände der Gang-

¹⁾ Siehe auch A. W. TONKICH (1927, 1930). Der Einfluss der Dauererregung des Thalamus opticus von Rana auf Reflexerregbarkeit wurde untersucht. Es ergab sich Verzögerung der Reaktion (SETSCHENOFFsche Hemmung). Nach Entfernung des Kochsalzes wird die Reaktionszeit wieder normal. Damit diese Hemmung auftritt, müssen mindestens einzelne Rami communicantes des Sympathicus erhalten sein. „Es handelt sich um eine Funktionssteuerung, die in einem Abschnitte des Centralnervensystems von Seiten des anderen durch Vermittlung des Sympathicus zustandekommt.“ Die kausale Erklärung dieser Steuerung ist natürlich auf unser Objekt nicht anwendbar.

²⁾ Sowohl Kochsalz als Kokain üben eine solche Reizwirkung von kurzer Dauer nach dem Aufbringen auf die Ganglien aus. Gegenüber Reizen (z.B. Faradisierung) betragen die Ganglien sich nicht spezifisch. Solche Reizung verursacht bei beiden Gangliensystemen stets nur „schnelle Kontraktion“, oder zuweilen Ansätze zu rhythmischen Bewegungen.

lien, deren Einfluss auf die Funktionen der Muskeln wir untersuchen: 1. der normale Zustand, 2. das betreffende Ganglion nach Auflegen oder Aufpinseln von Kochsalz, 3. das betreffende Ganglion nach Auflegen oder Aufpinseln von Kokain, 4. Exstirpation des betreffenden Ganglions.

Um trotz des gesagten den Grad der Vergiftung so genau wie möglich zu dosieren, haben wir quadratische Stückchen Filtrierpapier von 4 mm Seitenlänge in die Lösungen getaucht und auf die betreffenden Ganglien gelegt.

In dieser Mitteilung beschränken wir uns auf den *Tonus*, der durch die Zeit-Längen-Kurve des durch ein bestimmtes Gewicht gedehnten Fussmuskels von *Helix pomatia* gemessen wird. Wir kennen diese Kurve sowohl beim Fuss, der aller Ganglien beraubt ist, als beim Fuss mit allen Ganglien. Das Cerebralganglion können wir hierbei ausser Betracht lassen. Es hat keinen Einfluss auf die Kurve, da ja nur das Pedalganglion das spezifische Tonuszentrum ist. Gegenstand unserer Untersuchung ist daher eine periphere Funktion, auf welche die Pedalganglien bei ihrem blossen Vorhandensein einen regulierenden Einfluss ausüben. Da nämlich die Tonusfunktion durch Entfernung der Ganglien nur quantitativ verändert wird, schliessen wir, dass das Ganglion nicht das Reflexzentrum dieser Funktion, sondern ihr übergeordnetes Zentrum ist. Die Nervenetze des Hautmuskelschlauches sind das primäre Reflexzentrum. Die Dehnungskurve des Fusses ohne Ganglien entspricht vollkommen derjenigen nicht organisierter visco-elastischer Modelle: Auf kurze steile Strecke folgt kontinuierliche langsame Dehnung. Solange die Pedalganglien vorhanden sind, ist in einer ersten Phase der Widerstand gegen Dehnung viel geringer (steile Senkung der Kurve, „steile Strecke“); dann folgt ein „Umschlag“, ein mehr oder weniger scharfes Knie, woraufhin die Kurve sehr wenig steil, oft horizontal verläuft. Der Fussmuskel kommt nun in einen Zustand, den wir allgemein „Tragtonus“ nennen wollen, charakterisiert durch das Vermögen ein Gewicht zu tragen, welches bis zum Einsetzen dieses Zustandes hinreichend war um den Muskel zu dehnen. Den Tragtonus, der induziert wird durch das beschriebene Eingreifen der Pedalganglien, nennen wir „*Zentraltonus*“.

Wenn man das Entstehen des Zentraltonus beobachtet, so ergibt sich folgendes. Das Auftreten dieser Erscheinungen geschieht nicht immer auf die gleiche Weise. Manchmal ist der Umschlag scharf, die auf den Umschlag folgende Kurve beinahe eine gerade horizontale Linie, mit nur wenig Abweichungen. In anderen Fällen erhält man den Eindruck, dass das Pedalganglion nicht über hinreichende Kraft verfügt, um den Zentraltonus gegen das betreffende dehnende Gewicht durchzusetzen. In diesen Fällen tritt an der Stelle, an der man den Umschlag erwarten sollte¹⁾, ein erstes Bremsen der steilen Dehnung auf, das Niveau wird dann aber durch die Kurve durchbrochen, woraufhin stets aufs Neue tonische Kontraktionen auftreten. Die durch diese Verkürzungen erreichte Höhe wird jedoch nicht festgehalten, sondern die Kurve sinkt immer tiefer. Selbstverständlich ist dieser „Kampf zwischen Pedalganglien und Last“ nur ein Bild, welches jedoch die Erscheinungen gut veranschaulicht; als „kausale“ Erklärung bitten wir das Gesagte noch nicht aufzufassen. Dass der Zentraltonus eine besondere Form des Bremstonus und nicht

¹⁾ N. POSTMA (1935) konnte diese Stelle mit einiger Genauigkeit feststellen.

eine Art Tetanus ist, wurde gezeigt durch JORDAN und HARDENBERG (1926), sowie durch MAAS (1938). In der erstgenannten Arbeit wurde festgestellt, dass Wärme auf den Zentraltonus den gleichen Einfluss hat, wie auf Viskosität im Allgemeinen, nämlich widerstandvermindernd, hier also tonuslösend, während MAAS fand, dass der Zentraltonus, im Gegensatz zu Kontrakturen, keine Steigerung des Stoffwechsels zur Folge hat. Unserem Bild von der Isostasie folgend, müssen wir zunächst hypothetisch annehmen, dass der Zentraltonus einem, mit der Peripherie verglichen, höheren Aktivitätszustand der Ganglien entspricht. JORDAN setzte das früher wie folgt auseinander: Das Niveau des Aktivitätszustandes der Ganglien liegt im Allgemeinen unterhalb demjenigen der Peripherie, sodass durch Koordination eine dauernde Verminderung des Muskeltonus erzielt wird. Daher nimmt der Tonus nach Exstirpation der Pedalganglien zu. Wenn wir den Muskel dehnen, so dreht sich bei einer bestimmten Länge das Verhältnis um, als ob durch die Dehnung in der Muskulatur der Tätigkeitszustand unter denjenigen der Ganglien herabgesetzt worden wäre und nun, der „Koordination“ entsprechend, von den Ganglien tonussteigernder Einfluss ausginge. Ein Recht, diese Form der Beschreibung anzuwenden, gab uns der sogenannte „Halbtierversuch“ (JORDAN, 1905a; HERTER, 1931). (Zwei Hälften des Fusses, der Länge nach von einander getrennt und nur durch die Zentra miteinander verbunden, dienten als Objekt. Die eine Hälfte wurde stark gedehnt, worauf der Tonus in der anderen Hälfte koordinativ herabsank. Er stellte sich vollkommen wieder her nach Entlastung der ersten Hälfte).

Unser Problem lautet nunmehr: welchen Einfluss hat direkte experimentelle Erhöhung und Erniedrigung des Aktivitätszustandes in den Pedalganglien auf die gesamte Dehnungskurve?

Die Versuche wurden wie folgt angestellt ¹⁾. Wir machten Gebrauch von der durch POSTMA (1933, 1937) und MAAS (1938) angegebenen Technik der Wiederholungskurve. Bei Anwesenheit der Ganglien gelingt es in der Tat oft, recht gut reproduzierbare Kurven zu erhalten, d.h. die Wiederholungskurve (W.K.) zeigt dieselbe Gestalt wie die ursprüngliche Kurve (U.K.); alle Kurven decken einander mehr oder weniger. Beide zeigen die erste steile Strecke, auf welche Zentraltonus folgt. Das Niveau des Zentraltonus ist recht konstant oder geht oft während des Versuches noch in die Höhe.

I. Die Tonuskurve mit Pedalganglien, nach Aufbringen von Kochsalz auf die Pedalganglien und nach Exstirpation der Ganglien.

a. Versuche mit Kochsalzkristallen auf den Pedalganglien (7 Objekte).

1. Vorversuche ohne Kochsalz. Immer wurde vor den Kochsalz- (und Kokain-) Versuchen eine Reihe normaler Kurven aufgenommen, um die Kurven, die nach dem betreffenden Eingriff gewonnen wurden, damit ver-

¹⁾ Zur Technik sei bemerkt, dass den Objekten vor ihrer Verwendung hinlänglich Wasser dargeboten wurde, da nach N. POSTMA (Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, 39, 891 (1936)) die Muskeln nur im wassergesättigten Zustande reproduzierbare Wiederholungskurven ergeben. Um Kontrakturen zu vermeiden, war dem Futter (nassem Salat) etwas tertiäres Kalziumphosphat hinzugefügt worden, um den Magnesiumüberfluss, der während des Winterschlafes entsteht (B. LUSTIG, T. ERNST und E. REUSS, Bioch. Zeitschr., 290, 95 (1937) auszugleichen. Als dehnendes Gewicht kamen 10 g zur Anwendung, da wir durch POSTMA wussten, dass ein solches Gewicht keine Veränderung des Tonusniveaus verursacht (Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, 38, 1036 (1935)).

gleichen zu können. Für jedes Objekt wurde eine ursprüngliche (U.K.) und eine oder mehrere Wiederholungskurven (W.K.) aufgenommen. In dieser ersten Serie ergaben sich bei allen 7 Objekten ¹⁾ typische, durch die Pedalganglien regulierte Kurven, mit steiler erster Strecke und nach dem Umschlage deutlichem Zentraltonus. Das Niveau dieses Zentraltonus blieb in den W.K. konstant oder stieg etwas.

2. *Ein Kochsalzkristall wird mit der Pinzette vorsichtig auf die Pedalganglien gebracht.*

Erste Kurve nach dem Eingriff. In 4 Fällen war nach Auflegen des Kochsalzes die steile Strecke länger, als in den Versuchen ohne Kochsalz, in einem Fall war sie kürzer, in einem Fall gleich, und in einem Fall zweifelhaft. Die erste Wiederholungskurve nach Auflegen des Kochsalzkristalls gibt, zumal, was die steile erste Strecke betrifft, keine eindeutigen Resultate. Der Zentraltonus war auch in den Fällen mit längerer steiler Strecke, und trotz deren Länge nicht erniedrigt. Nach einem Minimum der Kurve trat alsdann tonische Verkürzung auf und der Tragtonus lag in der Regel *oberhalb* des Niveaus des Tragtonus in den Fällen, bei denen kein Kochsalz auf die Ganglien kam.

Weitere Wiederholungskurven (9 Kurven, bei 6 Exemplaren). Nunmehr *fehlte* die *steile Strecke* in 5 Fällen, niemals war sie länger als im Vorversuch ohne Kochsalz, sondern stets kürzer, da der Zentraltonus höher lag, als bei der vorhergehenden Kurve. Bei jeder weiteren Wiederholungskurve stieg er noch.

3. *Exstirpation der Pedalganglien nach Aufnahme der beschriebenen Kurven.* Exstirpation der Ganglien hat zu Folge, dass die Reproduzierbarkeit der Wiederholungskurven wesentlich weniger gross ist. Der Zentraltonus fehlt bei diesen Kurven regelmässig. Eine steile Strecke tritt allerdings oft auf (die einer echten Kurve pedalloser Füße fehlen sollte), allein man ist bei dieser Wiederholungskurve nie sicher, dass der erste Teil der Dehnung rein tonisch ist und nicht noch zum Teil aus der Dekreszente reflektorischer Verkürzung besteht (JORDAN 1936).

b. *Versuche mit Kochsalzlösung 25 oder 13 % in Ringerlösung oder in Wasser* (Fig. 1). Eine derartige Lösung wird mit feinem Pinsel aufgetragen oder Fliesspapierblättchen von 16 qmm damit befeuchtet und auf die Ganglien gelegt. 11 Versuchstiere liefern je die zu besprechenden Kurvenscharen.

1. *Vorversuch ohne Kochsalz.* U.K. und W.K. zeigen recht allgemein steile Strecke (13 auf 15 Kurven) und Zentraltonus (12 auf 15 Kurven). Das Niveau des Zentraltonus in den W.K. war nicht immer konstant, es konnte etwas höher oder etwas niedriger liegen als bei der U.K.

2. *Kochsalz wird auf die Pedalganglien gebracht.* Die steile Strecke tritt weniger häufig auf als bei Anwendung von Kochsalzkristallen (etwa $\frac{1}{2}$ mal so oft) nämlich nur 7 mal auf 17 Kurven. Das Zentraltonusniveau

¹⁾ In einem dieser Fälle war die erste steile Strecke der Kurve wenig ausgesprochen.

liegt jetzt sehr oft höher als vor dem Eingriff ($12 \times$ höher, $1 \times$ niedriger, $2 \times$ gleich, $2 \times$ zweifelhaft).

3. *Exstirpation der Pedalganglien.* Nunmehr fehlt in der Regel der Tragtonus (11 mal auf 16 Kurven) und tritt seltener eine steile Strecke auf (5 mal auf 16 Kurven) (typische Kurve pedalloser Füße).

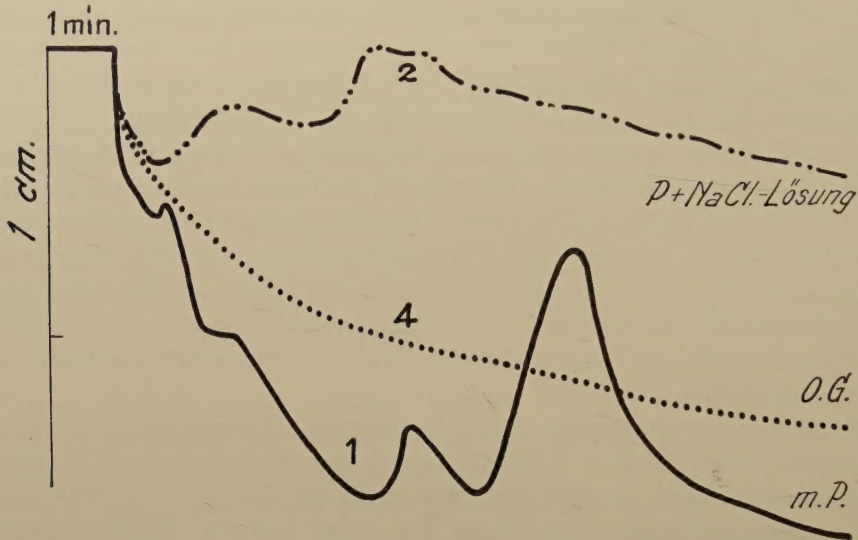


Fig. 1. *Helix pomatia*, Fuss, im Zusammenhang mit den Ganglien. Versuch mit Kochsalzlösung. Dehnungskurven mit 10 g Last von 10 Minuten Dauer. Ordinaten: effektive Längenveränderung des Fusses Absz.: die Zeit 1. Vorversuch ohne Kochsalz. 2. Kochsalzlösung kommt auf die Pedalganglien. 3. Die Pedalganglien sind exstirpiert worden, m.P. mit Pedalganglien, O.G. ohne Ganglien, P + NaCl-Lösung, Pedalganglien mit Kochsalzlösung.

Die Versuche bestätigen, nunmehr unter Berücksichtigung der ganzen Kurvenstrecke, die früheren Resultate. Wir können mit Kochsalz das Aktivitätsniveau der Ganglien erhöhen; wir erschliessen dies durch Vergleichung der Resultate mit Kochsalz mit denjenigen nach Exstirpation und Kokainisierung der Pedalganglia. Die Resultate, die, für Versuche an höchsten Zentren auf befriedigende Weise reproduzierbar sind, entsprechen gut unserem Bild von der Isostasie: der Erhöhung des Aktivitätszustandes in den Ganglien entspricht erhöhter Muskeltonus, d.h. verminderte zentrale Tonushemmung während der ersten Dehnung, und vor allem erhöhter Zentraltonus. Die Tonusverminderung, die vielleicht in einigen Fällen, in denen Salzkristalle auf die Pedalganglien gebracht wurden, in der ersten Wiederholungskurve auftrat, wird weiterer Prüfung unterzogen werden müssen, da es sich hierbei um einen Fall der lang gesuchten Hemmung durch Zentrenreizung handeln könnte.

Wir haben gesagt, dass es viele Fälle gibt, bei denen das Ganglion das Niveau des Zentraltonus „festzuhalten sucht“, wobei dann tonische Kontraktionen und Erschlaffungen auftreten. Es ist sehr interessant, dass dieses

Auf- und Absteigen der Kurven mehr oder weniger *stetigem* Zentraltonus Platz macht, wenn man Kochsalz auf die Ganglien bringt. Nur das in höchstem Tätigkeitszustand sich befindende Ganglion fixiert den Zentraltonus, ohne dass rhythmische Schwankungen auftreten.

II. Versuche mit Kokain (Fig. 2).

Kokain wurde immer in Lösung (1 oder 2 %) in Wasser oder in

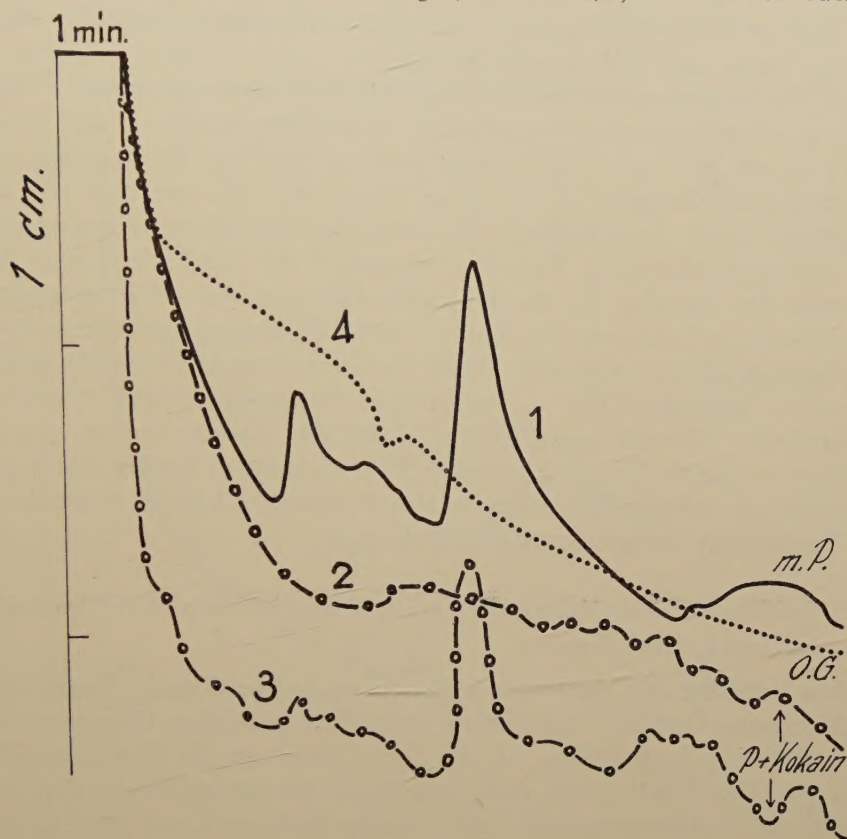


Fig. 2. Versuch mit Kokain. 1. Vorversuch ohne Kokain, 2 und 3. Kokain kommt auf die Pedalganglien, 4. Ohne Ganglien. P + Kokain Pedalganglien mit Kokain, sonst wie Fig. 1.

Schneckenblut, entweder mit einem Pinsel, oder mit quadratischen Filtrierpapierstückchen auf die Ganglien gebracht.

1. *Vorversuche ohne Kokain.* Wieder wurden vor dem Eingriff je die U.K. und mehrere W.K. aufgenommen. Die Reproduzierbarkeit dieser Vorversuche entsprach derjenigen, die wir für die einleitenden Untersuchungen zu den Kochsalzversuchen angegeben haben.

2. *Kokain kommt auf die Pedalganglien.* Die steile Strecke war nun 13 mal auf 15 Fällen nachzuweisen ¹⁾. Das Niveau des Zentraltonus lag

¹⁾ Nur in einem Falle fehlte diese Strecke sowohl vor als nach der Kokainisierung („hochtonisches Tier“).

in 7 Fällen tiefer, in 5 Fällen gleich hoch, nie höher als vor dem Auftragen von Kokain auf die Ganglien. Dieses Niveau veränderte sich zuweilen bei aufeinander folgenden Kokain-W.K. noch weiterhin. Wenn wir nämlich nach dem Auftragen von Kokain eine Reihe von W.K. aufnahmen, so blieb in der Regel das Niveau des Zentraltonus erst gleich wie in der ersten Kokain-W.K. (5 mal in der ersten, 4 mal in der zweiten W.K. mit Kokain) oder ging herunter (7 mal ¹⁾ in der ersten, 2 mal noch weiter herunter in der zweiten W.K. mit Kokain). Das Auftreten spontaner tonischer Kontraktion wird durch Kokain nicht beeinflusst.

3. *Die Pedalganglien werden nunmehr exstirpiert.* In vielen Fällen steigt nun das Tonusniveau beträchtlich: 17 mal liegt es höher, 7 mal gleich hoch, 8 mal liegt die Kurve etwas niedriger als vor Exstirpation der kokainisierten Ganglien (W.K. ohne Ganglien!). Es war also oft ein *peripherer* Tonus nachzuweisen, der durch die halbgelähmten Pedalganglien herabgesetzt wurde. Bei den Versuchen mit Kochsalz nimmt die Aktivität der Ganglien zu, ihre normalste Funktion aber nimmt hierdurch ab, nämlich die Hemmung des Tonus, welche Hemmung die steile Strecke der Dehnungskurve verursacht. Unser Koordinationsschema erlaubt dieses Verhalten widerspruchsslos zu beschreiben: Hemmung entspricht danach verminderter Aktivität der Zentren. Auch die Kokainversuche zeigten gesteigerte normale Tätigkeit (nämlich Tonushemmung) bei Halblähmung, ohne dass es sich um Wegnahme zentraler tonischer Impulse handelt, da der Tonus nach Ganglienexstirpation oft steigt.

III. *Periphere Tonuserhöhung. Zentrale Verminderung des Tätigkeitszustandes durch Kokain.*

Dem Versuche liegt der folgende Gedankengang zu Grunde. Unsre oben beschriebenen Versuche mit Kokain zeigten die deutlichste Tonusverminderung für den Zentraltonus, d.h. für einen Tonus, den die Ganglien selbst erzeugen. Wir wählten nun eine Anordnung, bei der durch die Kokainisierung der Pedalganglien ein Tonus herabgesetzt wird, den diese Ganglien nicht selbst erzeugt haben. JORDAN (1936) hat gezeigt, dass durch stärkste Reize neben der schnellen, auch die langsame Kontraktion ausgelöst wird, deren Residuum der Tonus ist. Wir haben daher versucht, den Tonus durch periphere Reizung zu erhöhen und zwar dadurch, dass wir Kochsalz auf die Haut des Fusspraeparates brachten (NaCl 10 % auf Beide Seiten des Fusses von Helix). 25 Objekte wurden auf diese Weise untersucht; bei 10 von ihnen wurde lediglich die Salzwirkung auf die Tonuskurve untersucht, bei 15 dieser Objekte wurden erst einleitende Versuche gleicher Art gemacht und sodann Kokain auf die Pedalganglien gebracht. Folgendes waren die Ergebnisse.

1. *Versuche ohne die beiden Eingriffe.* Die Kurven vor Aufbringen von Kochsalzlösung auf die Haut ergaben normale Dehnungskurven (U.K.

¹⁾ 3 weitere Fälle waren zweifelhaft, doch ging das Niveau sicher nicht in die Höhe.

und W.K.): steile Strecke und Zentraltonus. Oft war bei den W.K. das Niveau des Zentraltonus niedriger als bei der U.K.

2. *Nun kam Salz auf die Peripherie.* Das Niveau des Zentraltonus steigt sehr beträchtlich (40 mal gegen 6 mal gleich und 5 mal etwas niedriger). Spätere W.K. behaupteten den hohen Tonus (13 mal) oder das Niveau steigt noch mehr (3 mal). In 10 Fällen wurde es wieder etwas niedriger. Die steile Strecke war nicht mehr so häufig nachzuweisen wie vorher. Trat sie vorher in 75 % der Fälle auf, so geschah dies nun lediglich in 40 % der Fälle.

3. *Kokain kommt auf die Pedalganglien* (Fig. 3). Die steile Strecke



Fig. 3. Kochsalz kommt erst auf die Haut des Schneckenfusses, später kommt Kokain auf die Pedalganglien. 1. Vorversuch ohne Eingriff. 2. Kochsalz kommt auf die Haut des Fusses (Fuss + NaCl). 3. Kokain kommt auf die Pedalganglien. 4. Ohne Ganglien. Sonst wie Fig. 1.

tritt etwas häufiger auf, als nach Tonuserhöhung durch Kochsalz und vor Kokainisierung, 55 % gegen 40 %. In vielen Fällen (Einzelkurven) lag nach Kokainisierung der Pedalganglien der Zentraltonus auf niedrigerem Niveau als vor Kokainisierung (13 Fälle), zweimal lag das Niveau etwas höher, 8 mal blieb es gleich, 1 mal war es zweifelhaft. Im Ganzen stieg also in 21 dieser 26 Fälle das Niveau des Zentraltonus während der Dauer der Versuche nicht weiter; bei Versuchen ohne Kokain stieg es dahingegen, wie gesagt, in 40 von 51 Fällen. Nach Kokainisierung der Pedalganglien stieg das Niveau nur in 2 Fällen, ein Fall war zweifelhaft.

4. *Exstirpation der Pedalganglien* hat zu Folge: Ausfall der steilen Strecke (in 27 Fällen, 7 waren zweifelhaft, 5 Kurven hatten steile Strecke). Es fand sich kein Tragtonus mehr in 31 Fällen, 5 waren zweifelhaft, 3 Kurven zeigten Tragtonus. Der Tonus nahm jetzt im Ganzen zu, d.h. die typische pedallose Kurve lag in der Regel höher, als die letzte Kokainkurve.

Trotzdem wir niemals 100 % Reproduzierbarkeit erreichten, was bei der geringen Genauigkeit der Methode und vor allem, wie gesagt, bei derartigen Versuchen an Präparaten mit den Ganglien nicht wundernehmen kann, so haben wir doch zahlreiche Fälle gefunden, *bei denen schwache Kokainisierung der Ganglien diese befähigt, einen Tonus zu erniedrigen, den sie nicht selbst erzeugt haben* ¹⁾.

Wie JORDAN früher gezeigt hat, ergab sich auch jetzt wieder, dass bei entsprechenden Versuchen das Cerebralganglion keinen Einfluss auf den Tonus hat. Seine Beeinflussung der Reizungskurve werden wir dahingegen weitergehend untersuchen und hierbei sehen, wie sich die verschiedenen Teile von Kreszente und Dekreszente bei verschiedenen Zuständen des Cerebralganglions betragen. Wenn wir uns auch zunächst vom Standpunkte der Theorie von Nerven- und Zentrenfunktion aus kein deutliches Bild von einem „Tätigkeitszustande“ machen können, so scheint uns doch wichtig, aufs Neue festzustellen, dass Zentra nicht nur komplizierte Leitungs- und Schaltungsapparate sind. Sie beherrschen die Motorik des Organismus nach Massgabe des Zustandes, in dem sie sich befinden, ein Zustand, der offenbar mehr ist, als die unmittelbare Beantwortung *äusserer* Reize. Zweifellos kommen Schwankungen des Aktivitätszustandes von Zentren auch beim Menschen vor, Schwankungen, die sich ähnlich geltend machen dürften, wie dies bei den Schnecken der Fall ist.

LITERATUR.

- JORDAN, H. J., Die Physiologie der Locomotion bei *Aplysia limacina*. Zeitschr. Biol. **41**, 196 (1901).
 BIEDERMANN, W., Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen I. Arch. ges. Physiol. **102**, 475 (1904).
 ————— Vergleichende Physiologie der peristaltischen Bewegungen II. Die locomotorischen Wellen der Schneckensole. Arch. ges. Physiol. **107**, 1 (1905).
 JORDAN, H. J., Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. Arch. ges. Physiol. **106**, 189 (1905a).
 ————— Ibid. **110**, 533 (1905b).

¹⁾ Früher (1918, S. 157) war gezeigt worden, dass Hemmungsnerven, dem Vagus der Vertebraten entsprechend, nicht im Spiele sein können. Bei der Argumentierung spielten auch die hier erweiterten Kokainversuche eine Rolle. Wenn die beschriebenen Hemmungserscheinungen durch Hemmungsnerven erzeugt werden würden, müsste Kokain die erregenden Neuronen lähmen. Dann müsste aber nach Kokainisierung, Reizung der Pedalganglien Muskelhemmung zuwege bringen, was aber ebensowenig der Fall ist, als bei Reizung der nicht vergifteten Ganglien: Reizung hat immer Kontraktion zur Folge, bis die Reizbarkeit der Ganglien erlischt.

- BIEDERMANN, W., Vergleichende Physiologie der peristaltischen Bewegungen III. Die Innervation der Schneckensohle. Arch. ges. Physiol. **111**, 251 (1906).
- JORDAN, H. J., Ueber reflexarme Tiere. Zeitschr. allg. Physiol. **7**, 134 (1907).
- Ueber die Physiologie der Muskulatur und des zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen, insbesondere bei Schnecken. Erg. Physiol. Jahrg. **16**, 87 (1918).
- JORDAN, H. J. und J. D. F. HARDENBERG, Die dynamischen Erscheinungen des Tonus bei den Muskeln hohlorganartiger Tiere. Zeitschr. vergl. Physiol. **4**, 545 (1926).
- TONKICH, A. W., Die Beteiligung des sympathischen Nervensystems am SETSCHENOFF'schen Hemmungsversuch. Russ. physiol. Journ. **10**, 85 (1927).
- JORDAN, H. J., Ueber die Bedeutung des „Aktivitätszustandes“ für die Funktion der höchsten Zentren bei Wirbellosen. Amer. Journ. Physiol. **90**, 2 (1929a).
- Quantitative regulation of reflexes by the highest centra of invertebrates, according to their state of activity. Bull. Battle Creek Sanitarium **24**, 410 (1929b).
- TONKICH, A. W., New data regarding the problem of SETSCHENOFF's inhibition. Russ. physiol. Journ. **13**, 11 (1930).
- HERTER, K., Der JORDANSche „Halbtierversuch“. Zeitschr. vergl. Physiol. **15**, 261 (1931).
- POSTMA, N., Recherches sur l'allongement du pied de l'escargot. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **36**, 360 (1933).
- JORDAN, H. J., Die vergleichende Physiologie von Muskeln, Nerven und Zentren. Das Prinzip der Koordination. Ergebnisse der modernen Biologie (15. intern. Physiologenkongress Leningrad, Moskau) **4**, 157 (1935). (SETSCHENOFF Journ. Physiol. U.S.S.R. 19).
- POSTMA, N., Onderzoekingen betreffende het herstel van de tonus bij de slakkevoet (*Helix pomatia*) door prikkeling, en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop. Diss. Naturw. Math. Fac. Univ. Utrecht (1935).
- JORDAN, H. J., Untersuchungen über Reaktionsverzögerung im Schneckenmuskel und ihre Bedeutung für die Wechselwirkung zwischen Kontraktion und viscösem Tonus. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **39**, 1040 (1936).
- Die Mollusken (mit Ausnahme der Cephalopoden) als Organisationstypus. Vierteljahrschr. Naturf. Gesellsch. Zürich. Bd. **83**, Beiblatt N^o. 30, 109 (1938).
- MAAS, J. A., Die visco-elastischen Eigenschaften von Kautschuk und glatten Muskeln, kontrolliert am Stoffwechsel des *Helixfusses*. Diss. Naturw. Math. Fac. Univ. Utrecht. Arch. Néerl. Physiol. **23**, 1 (1938).

Geophysics. — *The coming Gravity Expedition of Dr. W. NIEUWENKAMP.*
By Prof. F. A. VENING MEINESZ.

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

At the request of the Netherlands Geodetic Commission, the Minister of Defense, H. Exc. Dr. J. J. C. VAN DIJK, has kindly consented to organize a new extensive gravity expedition at sea; in May 1939 Hr. Ms. Submarine O 16 of the Netherlands Navy will leave Holland for the East Indies and the route via Dakar, Capetown and Durban to Java has been chosen in such a way that valuable scientific results may be expected. The ship will be commanded by Lieutenant-Commander B. C. MEURS SCHOUTEN and the research will be carried out by Dr. W. NIEUWENKAMP, attached to the Neth. Geodetic Commission, who in the future will continue the gravity work at sea of the writer.

The observations will be made with the old multiple pendulum apparatus, supplemented with the long period pendulum instrument, constructed in the beginning of this year for the measurement of the ship's accelerations and the determination of BROWNE's second order corrections.

The time-service for the pendulum observations will need special consideration as the regularity of the rates of the old Nardin chronometers of the Commission is no longer sufficient for the demands. A new solution is being prepared, which a later paper will give details about; the writer, however, wishes already to express his sincere gratitude to Prof. Dr. F. ZERNIKE of Groningen University, to Mr. O. E. BUCKLEY, Executive Vice President of the Bell Telephone Laboratories, New York, and to Prof. Dr. RICHARD M. FIELD, of Princeton University, for their collaboration in this matter.

The soundings will again be made by means of the echo-method and the collaboration of the Naval authorities in installing special arrangements on board of Hr. Ms. O. 16, gives a reasonable hope that sounding will also prove to be possible when going at the sea surface, and that thus a continuous series of soundings will be obtained for the whole route. This is important for the crossing of the Indian Ocean where so little is known about the bottom configuration.

The projected programme for the gravity research promises interesting results for many problems, e.g. whether everywhere the deep ocean basins show positive anomalies as have been found in nearly all cases during previous trips, whether the gravity anomalies in the Atlantic, west of Morocco, show evidence of the continuing of the tectonic folding axis of the Moroccan mountain ranges, whether the Mid-Atlantic Ridge and the

Walfish Ridge in the South Atlantic are in isostatic equilibrium, and many other problems in the areas crossed by the route; it will also give a new gravimetric crossing of the Indian Ocean where up to now the gravity material is scarce. Besides, interesting results will be obtained by means of the new instrument on the problem of the wave-movement in the oceans at different depths.

So Dr. NIEUWENKAMP's expedition promises valuable results in several directions and sincere thanks are due to the Minister of Defense and to the other Naval authorities for this new great contribution of the Navy to Science.

Physics. — *On the theory of liquid crystals.* By L. S. ORNSTEIN.
(Communication from the Physical Institute of the University of Utrecht).

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

A. VAN WIJK ¹⁾ and the author have shown that the phenomena in the surface layer of liquid crystals can be described by an equation of the form:

$$A \frac{d^2 \varphi}{dx^2} - a H^2 \sin \varphi \cos \varphi = 0.$$

where x is a direction perpendicular to the surface, φ the angle of the swarms with the x axis, H the strength of the magnetic field, a a constant proportional to the volume of the swarms and the difference in permeability in the directions of their principal axis, and A a constant depending on the interaction of the swarms. The left member of the equation represents the couple on a swarm at the point x of direction φ ; this couple is zero for the case of equilibrium.

ZOCHER has deduced an analogous equation on the base of the elastic theory of the liquid crystals.

In the *Ann. der Phys.* ²⁾ ZOCHER and FÜRTH have discussed the point: Is it only possible to deduce this equation from the theory of swarms? I will make some remarks on this question which up till now have not been put forward.

If we apply equation (1) to the case that the electric field is zero and that the liquid is contained between two parallel planes, the solution is a value of φ , which depends linearly on x . If φ is zero at both the surfaces, the value is everywhere zero. Now these conclusions are contradictory to observation. It is generally known that for very thin layers a quasi-isotropic state is possible, that however in thick layers, there must exist a random orientation which is the cause of the turbidity of the crystalline liquid.

If — in the second place — we calculate the potential energy from (1) and try to find the probability for the orientation φ , we do not get a distribution consistent with the known facts of the influence of a magnetic field on the dielectric constant.

The cause is that the equation (1) is not complete. We must remember

¹⁾ Zeitschrift für Kristallographie, **79**, 112 (1931). „Flüssige Kristalle“.

²⁾ *Ann. der Phys.* **31**, Heft 7 (1938).

that it is obtained from another one as an approximation. The full equation is

$$\int f(x-x') g(\varphi-\varphi') dx' - a H^2 \sin \varphi \cos \varphi = 0.$$

This equation expresses that the total couple exerted on a swarm at the point x is zero. The integral is composed from contributions of swarms at the points x' with the orientation φ' . The equation (1) is obtained supposing:

- a) the function f has only appreciable values for small distances, and that
- b) the difference $\varphi - \varphi'$ may be considered as a small quantity.

For the layer at the wall these suppositions are certainly true. However, in the bulk of the liquid the supposition that an equilibrium exists between the interaction and the magnetic field is not true. Here we must introduce the inertial and the BROWNIAN couple in the equation. If for simplification we assume a rotation in one plane and if the moment of inertia is B , the inertial couple amounts to $B \frac{d^2 \varphi}{dt^2}$. The fortuitous forces of the BROWNIAN movement are represented by the formula

$$-\beta \frac{d\varphi}{dt} + F.$$

where β is the coefficient of internal friction and F a fortuitous force. The full equation of motion for the swarm therefore is

$$B \frac{d^2 \varphi}{dt^2} + \beta \frac{d\varphi}{dt} - F = \int f(x-x') g(\varphi-\varphi') dx' - a H^2 \sin \varphi \cos \varphi \quad (2)$$

Although this general equation is rather complex, some general conclusions may be deduced without solving it.

Two extreme cases ought to be distinguished:

1. The BROWNIAN force is small compared to the interaction of the swarms given by the integral.
2. This force is large as compared to the other.

The first case occurs in the surface layer, where the strong forces exerted by the wall orient the first layers of the swarms. Therefore, in good approximation, the BROWNIAN couple may be omitted — as well as the inertial couple — and the conditions for the development of the integral are fulfilled, so that we get (1).

In the case, however, that the BROWNIAN couple is strong compared with the individual interaction couples, the neighbouring can thus show fortuitous differences in orientation which are large or small, so that the orientation φ depends no more systematically on x . The integral can not be developed in the way mentioned, but on the contrary the

mean value will be zero, so that in good approximation for the bulk of the liquid its value can be taken zero.

We thus get

$$B \frac{d^2 \varphi}{dt^2} = -a H^2 \cos \varphi \sin \varphi - \beta \frac{d\varphi}{dt} + F (2)$$

From this equation, by the usual methods of the theory of BROWNIAN movement, we can deduce the probability for a swarm for its situation between φ and $\varphi + d\varphi$. The result is a BOLTZMANN-function with $-\frac{a}{2} H \cos^2 \varphi$ as potential energy of the swarm and containing the temperature of the liquid.

There exists a region of transition between those where the equation (1) and those where (2) holds.

This question is very interesting in connection with the work of the Russian School (FREDERICKZ and others). These physicists have done very fine work on the base of the equation mentioned. Their conclusion, however, on the thickness of the layers gives a proportion of the difference of the dielectric constant to that of the magnetic permeabilities, which ought to be contrary to the facts. They find that this proportion depends on temperature. Now the theory of swarms gives that it must be independent. Experimentally it has been shown by v. WIJK and shortly ago very precisely by P. CHATELAIN¹⁾ that for the refractive the relation deduced by the theory of swarms holds. The values of the permeability are not sufficiently known but it seems very improbable that the relation deduced from the theory of swarms should not hold. In any case the Russian physicists have neglected the fact that equation (1) holds only for very thin layers and must be replaced by another in the region of transition.

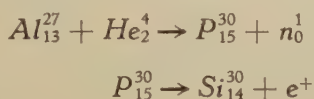
Utrecht, 19 Nov. 1938.

¹⁾ P. CHATELAIN, Thèse Paris, (1937).

Physics. — *A sensitive method for the measurement of excitation function of artificial radioactivity.* By L. S. ORNSTEIN, J. M. W. MILATZ, E. F. M. VAN DER HELD and W. MAAS. (Communication from the Physical Institute of the University of Utrecht.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

In measurements performed on α -rays with the help of a GEIGER-MÜLLER counter the zero-effect showed to be a function of the time of exposure. This zero-effect is caused by reactions of type:



which took place in the wall of the counter. This observation induced us to develop a very sensitive method for the measurement of excitation functions of α -rays. The great sensitivity is due to the fact that the full mass of the wall acts on the counter.

The experiment was done with the aid of a *Th*-preparation (10^7 α -particles/sec.) disposed on a *Pt*-wire, which had been exposed during a sufficient time to Thoron. The wire *W* (fig. 1) was put before a slit *S* in such a way, that the counter is struck by the beam of α -rays.

The range of the α -particles could be chosen in varying the pressure of

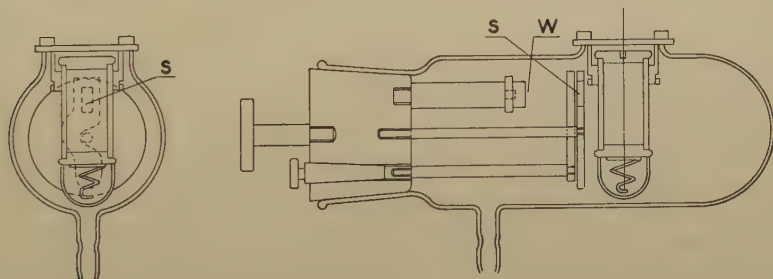


Fig. 1.

the tube, in which the whole was put. In this way it was possible to bombard the wall with α -particles of a given mean energy and known distribution of velocity (straggling). The counter is filled with air of $p = 7.5$ cm Hg, has a length of 4 cm and a diameter of 2 cm, thickness of at the wall 2 mm. The counting was performed with a circuit of NEHER-HARPER, coupled with an amplifier, scale-of-four and a counting-device with a resolving power of $1/100$ sec.

The time of decay was determined for different energies of the α -particles and found to be the same for all energies amounting 3.4 min. Other authors give for a reaction with Al:

CURIE et JULIOT,	3.25 min.	1 ⁰ . J. de phys. (7) 5, 153 (1934).
		2 ⁰ . Int. Conf. Phys. London I, 78 (1934).
		3 ⁰ . Comptes rendus, 198, 559 (1934).
		4 ⁰ . Comptes rendus, 200, 2089 (1934).
		5 ⁰ . Actualités scientifiques et industrielles, 199 (1935).
MICHANOW et al.,	3.25 ± 0.2 min.	Zeits. f. Physik, 93, 350 (1935).
ELLIS and HENDERSON,	3.2 ± 0.1 min.	Proc. Roy. Soc., A 146, 206 (1934).
FAHLENBRACH,	2.89 ± 0.14 min.	Zeits. f. Physik, 94, 607 (1935).
MEYE,	2.9 ± 0.087 min.	Zeits. f. Physik, 105, 232 (1937).
RIDENOUR and HENDERSON,	2.55 ± 0.05 min.	Physical Review, 52, 889 (1937).

The artificial radioactivity has been investigated as a function of the energy of the α -particles. The results are represented in fig. 2, where the number of kicks is given as a function of the range.

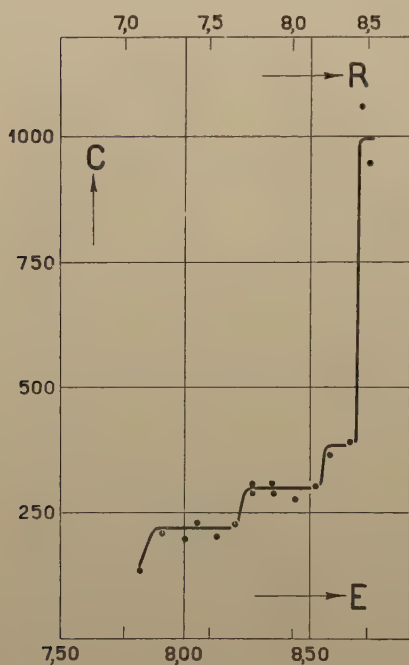


Fig. 2.

C artificial radio-activity.
E energy α -particles.
R range.

The horizontal parts of the curve are very interesting: they show the existence of resonance levels. A curve of the same kind has been determined by H. FAHLENBRACH ¹⁾. His region of energy is: 2 till 8.5 MeV; ours: 7.8 till 8.75 MeV. The resonance levels mentioned occur in the overlapping part of the regions. FAHLENBRACH finds only horizontal parts in the lower part of the curve. We mention however, that all curves of this type are smoothed out by the straggling. The true curve can be obtained with the help of the BURGER- and VAN CITTERT-method ²⁾. We hope to operate this in due time. An estimation of the probability of excitation of the level can be obtained, multiplying the height with the breadth of the horizontal parts in the curve.

One gets the impression that the surfaces mentioned are equal for the different levels, which means that the probability of excitation is the same for all.

¹⁾ H. FAHLENBRACH, Zeitschrift für Physik, 94, 607 (1935).

²⁾ H. C. BURGER and P. H. V. CITTERT, Zeitschrift für Physik, 79, 722 (1932).

Physics. — *Photographic sensitometry for beta-ray spectra.* By H. BRINKMAN, L. S. ORNSTEIN and W. LANGENDIJK. (Communication from the Physical Laboratory of the University of Utrecht.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

SUMMARY:

In a β -spectrum the electrons are shifted to lower energies by retardation in an electric field. From the comparison of the shifted and the unshifted spectrum on a photographic plate, the energetic sensitivity of the plate can be determined.

§ 1. In all experiments on the measurement of the intensity distribution in the β -ray spectra of radio-active substances, the use of the photographic plate has generally been avoided. One of the reasons is, that no standardised method of working is available as is the case for the measurement of the intensity-distribution for spectra in optics. As is well known, it is necessary in optics to know the density curves and the sensitivity of the photographic plate for different wave-lengths. This can be obtained by the use of a relatively calibrated lamp and a method of reducing the intensity at given wave-lengths to a known degree. It is possible to obtain the density-curves for electrons (i.e. the relation of the density to the number of electrons of a certain energy falling on the plate per unit of area), by using sources of various strengths.

But the difficulty is, that we do not possess an electronic standard source. The sensitometry of photographic plates with electronic beams of known energy, obtained in high voltage tubes meets serious objections for the high energies in β -ray spectra, especially if exposure-times of several hours are wanted. One can obtain the photographic sensitivity curve using a source of β -rays with known energy-distribution, for instance standardised with tube counters, making for these instruments a suitable assumption about the sensitivity as a function of energy. It may be of importance, however, to be free of any other instrument and to be able to standardise the photographic plate in a direct way. In this article we will draw attention to such a method and report some preliminary results.

If one changes the energy of the electrons by means of a certain potential difference, without altering their number falling on the plate per unit of area, one can directly obtain the sensitivity of the plate for different energies. This procedure would correspond in optics with the change of the wave-length of the light.

§ 2. The measurements were performed for the β -ray spectrum of ThB and its decay products. The spectrum was obtained by the method of halfcircular focussing. The source A, which is put in an evacuated box,

radiates electrons through a slit S . The electrons describe half circles in a homogeneous field, perpendicular to the plane of drawing. They fall on the photographic plate P .

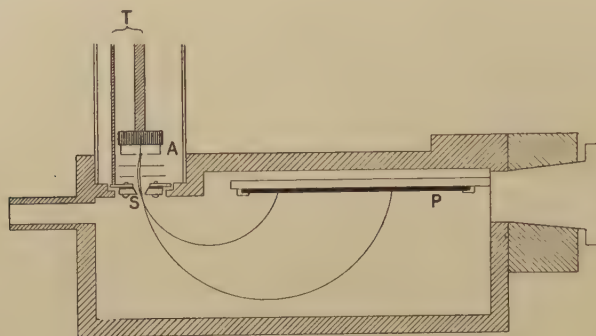


Fig. 1.

We have used in our measurements Ilford photographic plates of the type: Special Rapid, Extra Sensitive; the density was always determined by means of a microphotometer.

The density curve for a certain time of exposure was obtained by using the decay of the source, in order to obtain a known reduction of the strength of the source. It appeared that the shape of the density curve (fig. 2) is the same for energies between 100 and 200 keV, to which our experiments are confined ¹⁾.

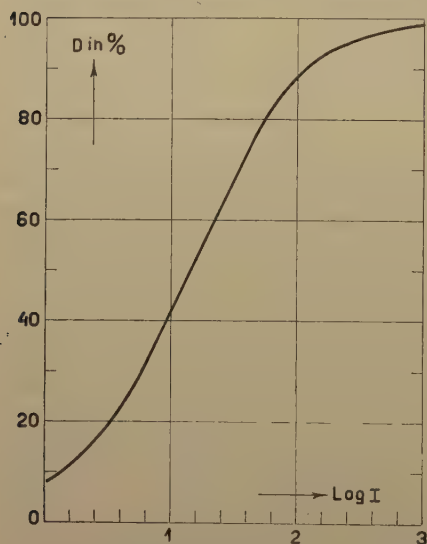


Fig. 2.

In order to obtain for different energies the sensitivity of the plate we compared a spectrum obtained in the way mentioned above with a spectrum, which is obtained when we apply a homogeneous electric field (of 28 kV) between the source and the slit. In fig. 3 is represented a reproduction of such a β -spectrum, shifted and unshifted, obtained on the same plate.

As an example, parts of the photograms of the shifted and unshifted spectrum are represented in fig. 4. Equal numbers of electrons have fallen on the corresponding points A and A' , B and B' . The difference of density in the points A and A' is therefore a direct measure of the energetic

¹⁾ In accordance with C. D. ELLIS and W. A. WOOSTER (P.R.S. London, **114**, 266, 1927).

sensitivity of the plate; the same holds for the points B and B' . Step by step, the sensitivity curve of the photographic plate can be built up in the whole range of energies covered by the plate.

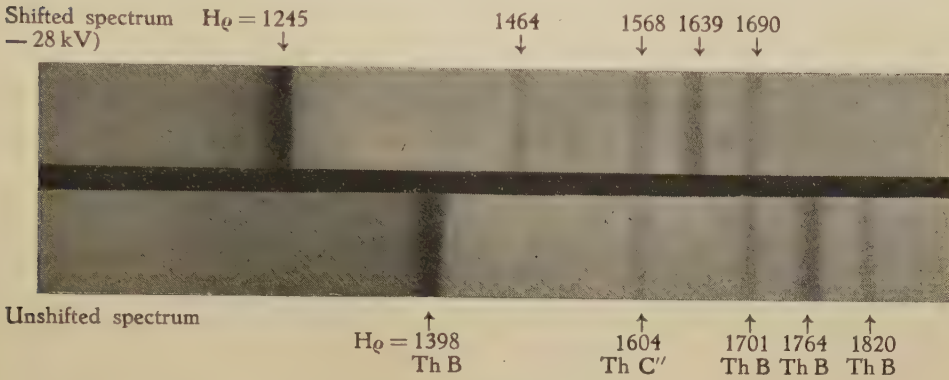


Fig. 3.

The result of our preliminary experiments was, that in the region used (between 100 and 200 keV), the two spectra coincided with one another

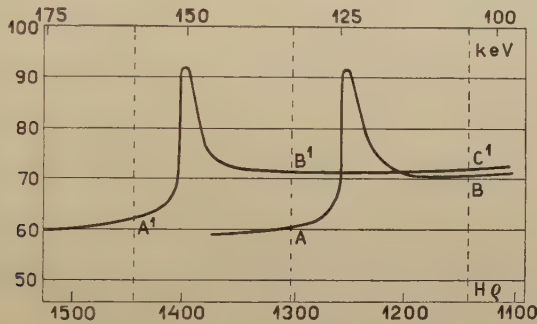


Fig. 4.

with respect to their density; this means that the sensitivity of the plate in this region is independent of the energy. This is in accordance with known facts, showing that the sensitivity-curve must have a maximum in the proximity of the mentioned region of energy. At higher electronic energies the ionisation in the emulsion of the plate will be less, and thus also the density, whereas at lower energies, the electrons can only penetrate in a part of the emulsion, thus the sensitivity for lower energies is also decreasing ²⁾).

We are extending our experiments to other, lower and higher regions of energy.

²⁾ Compare the measurements of:

C. D. ELLIS and G. H. ASTON (P.R.S. London, **119**, 645, 1928).

C. D. ELLIS (P.R.S. London, **138**, 318, 1932).

B. VON BORRIES und M. KNOLL (Phys. Zs., **35**, 279, 1934).

§ 3. A few remarks must be made about our supposition, that equal numbers of electrons are falling on the plate per unit of area on corresponding parts of the photographic spectrum. Suppose, that the electrons, radiated from a point of the source in a given solid angle and of a given energy-range, fall on the plate in an element of surface s (fig. 5). After applying the electric field between the source A and the

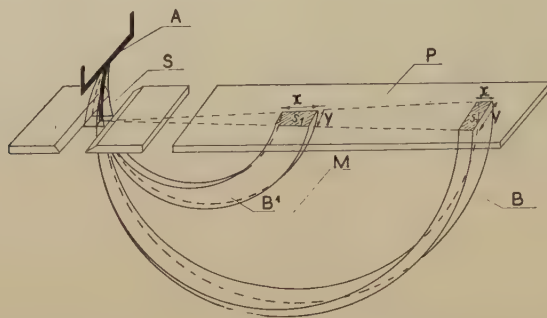


Fig. 5.

slit S , they fall on another element of surface s' , and we have to prove, that the two surfaces have equal areas (as we consider in both cases the same electrons). The lengths y and y' , perpendicular to the direction of the spectrum, are proportional to the radii of the circles described (there is no force working perpendicular to the plane of the electronic path). The lengths x and x' depend on the initial range of energy and it can be shown, that they are inversely proportional to the square roots of the corresponding energies, and thus inversely proportional to the radii of the described circles. It is therefore proved, that the two areas s and s' are equal.

The circumstances have been chosen in such a way, that the electric field between A and S does not change appreciably the circular form of the electronic paths between A and S , so that can be assumed that the total solid angle, in which the electrons are radiated from the source, is not altered by the electric field.

It is a pleasure to the authors to thank Dr. D. TH. J. TER HORST for his help in the construction of the β -spectrograph.

Physics. — *The conditions for the quantitative operation of a GEIGER-MÜLLER Counter for β -rays. The ionising power of β -rays as a function of their velocity.* By L. S. ORNSTEIN, J. M. W. MILATZ, H. TEN KATE and M. MIESOWICZ. (Communication from the Physical Institute of the University of Utrecht.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

§ 1. For quantitative work with a GEIGER-MÜLLER counter it is necessary that the number of kicks is equal to that of the electrons, striking the counter.

To solve this problem the number of kicks was determined as a function of the pressure of the gas in the counter, using electrons of magnetically defined velocity. This number varied strongly with the pressure (comp. fig. 1) and attained a saturation-value at high pressures. The relation

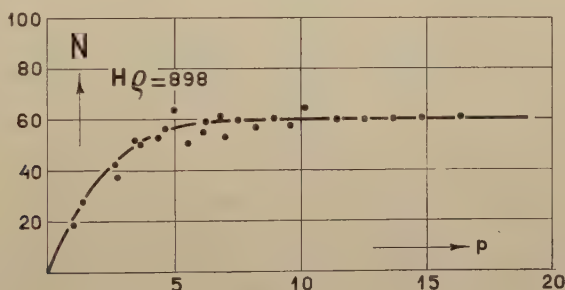


Fig. 1.

between the number of kicks $N(p)$ and the pressure (p) can be expressed by a formula of the form:

$$N(p) = N(\infty) (1 - e^{-\alpha p}), \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

provided that the counting device is quick enough to detect all kicks.

§ 2. A theory of this curve can be given on the following assumptions:

a. Every β -electron produces primary ions and electrons on its path through the counter. Every primary electron forms on its turn secondary-ones. Let the quantity β represent the probability per unit of length and pressure that a primary ion is produced.

b. Let us further suppose that a kick is produced as soon as at least one primary ion is formed.

Then, d being the diameter of the counter, the probability that no primary ion is formed, amounts to $e^{-\beta dp}$. The probability for the formation of at least one ion, is:

$$1 - e^{-\alpha p} \quad (\alpha = \beta d)$$

which gives the fraction of the β -rays causing a registered kick. This theoretical deduction shows that $N(\infty)$ in formula (1) represents the true number of incident electrons.

The probability β and also α is a function of the velocity of the electrons. The relation between β and the velocity has been determined experimentally by measuring the curve corresponding to fig. 1 for several velocities. Fig. 2 gives the result.

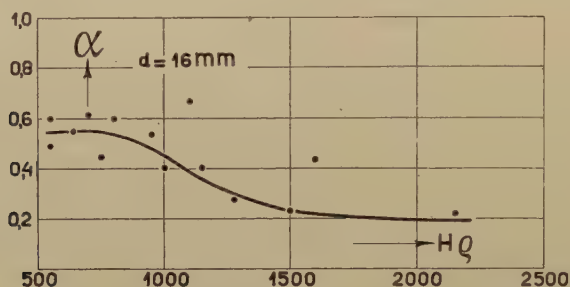


Fig. 2.

In determining a β -spectrum with the aid of counters one can proceed in two ways:

1. The pressure in the counter is chosen high enough to obtain saturation. The counter detects all electrons as is shown above.
2. For high velocities difficulties occur due to the high pressure necessary to attain the saturation. It is then more accurate to determine N as a function of p and to extrapolate by means of formula (1) the value of $N(\infty)$.

This extrapolation is based on the theory sketched. We have checked the fundamental fact that the saturation value $N(\infty)$ is the true number of β -particles in an other more experimental way, determining the curve of fig. 1 for two gases: air and hydrogen. The quantity β is then very different, the saturation value $N(\infty)$, however, is the same in both cases.

The ionising power of a β -ray can also be determined with the aid of an ionisation chamber or with the help of a WILSON cloud-chamber. As the ionisation chamber measures primary and secondary ions together, the values obtained by this instrument can not be compared with the results given above.

The number of drops formed by a β -ray in a cloud chamber per cm of

its path gives the same quantity as we have measured in our experiments ¹⁾, as the range of the secondary electrons is so small that all generations of electrons formed by one primary electron are contained in one drop.

Comparing our results with those of E. J. WILLIAMS and F. R. TERROUX obtained with a cloud chamber, the results show to be of the same order. We wish to acknowledge our indebtedness to Professor E. STAHEL for his kindness of spending the *Ra—D + E*-source.

We express our gratitude to Mr. A. PAIS for his kind help.

¹⁾ E. J. WILLIAMS and F. R. TERROUX, Proc. Roy. Soc., A, **126**, 289 (1930).

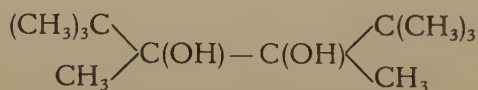
Chemistry. — *Reaktionsgeschwindigkeit von Gemischen. I. Bimolekulare Reaktion von zwei gemischten Substanzen mit einer dritten Substanz.* Von J. G. VAN DER CORPUT und H. J. BACKER.

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

Die Untersuchung von Reaktionsgeschwindigkeiten beim Studium chemischer Strukturprobleme führte zu Differentialsysteme erster Ordnung, die zu einem speziellen Typus gehören und deren Lösung für die Chemie von Bedeutung ist. Wir beabsichtigen in einigen Mitteilungen, von denen diese die erste ist, diese Differentialsysteme ausführlich zu behandeln und ausserdem anzugeben, in wiefern die so erhaltenen Resultate auf chemische Reaktionsprobleme angewandt werden können. In dieser Arbeit beschränken wir uns auf einen Spezialfall und zwar, wie der Untertitel angibt, auf die bimolekulare Reaktion zwischen einer Substanz und einer Mischung zweier Substanzen. Zunächst werden wir auseinandersetzen, in welcher Weise wir zu dem in dieser Mitteilung behandelten Problem gekommen sind.

Bei der Reduktion des Pinakolins in ätherischer Lösung mit Natrium und Wasser entsteht ein bei 74.5° schmelzendes Pinakol (ditertiäres 1,2-Diol). Der Versuch dasselbe Pinakol synthetisch aus Diacetyl und Tertio-butylmagnesiumchlorid darzustellen, liefert ein bei 69° schmelzendes Produkt ¹⁾.

Die beiden Verbindungen haben dieselbe procentische Zusammensetzung und, nach ihrer Bildung und ihrem Verhalten bei der Oxydation, dieselbe Strukturformel:



Die Folgerung, dass die beiden isomeren Diöle sich nur in sterischer Hinsicht unterscheiden, liegt auf der Hand; die Anwesenheit von zwei gleichartigen asymmetrischen Kohlenstoffatomen gibt die Möglichkeit des Auftretens von zwei Isomeren. Zur Beurteilung der sterischen Struktur der zwei Diöle, die wir im Folgenden mit Diol 74.5° und Diol 69° bezeichnen werden, wurde zunächst die Geschwindigkeit der Oxydation mittels Bleitetracetat untersucht.

Ein Molekul Diol reagiert mit einem Molekul Bleitetracetat. Sind *a* und *b* die Anfangskonzentrationen (G. Mol./L) des Diols, bzw. des Bleitetracetats und bezeichnen *a*—*x* und *b*—*x* die bezüglichen Konzentrationen nach *t*

¹⁾ H. J. BACKER, Recueil des travaux chimiques des Pays-Bas, **57**, 967—988 (1938).

Minuten, so liegt es nahe für diese bimolekulare Reaktion die Differentialgleichung

$$\frac{dx}{dt} = k(a-x)(b-x)$$

zu betrachten, wo k eine Reaktionskonstante bezeichnet. Für $t=0$ ist $x=0$, sodass wir dann finden

$$\left. \begin{aligned} x &= \frac{a^2 k t}{1 + a k t} && \text{falls } b = a \text{ ist,} \\ &= \frac{e^{b k t} - e^{a k t}}{\frac{1}{a} e^{b k t} - \frac{1}{b} e^{a k t}} && \text{falls } b \neq a \text{ ist.} \end{aligned} \right\} \quad \cdot \cdot \cdot \quad (1)$$

Ist $b = a$, so strebt daher x bei unbeschränkt wachsendem t nach a , aber nur langsam, denn $a-x$ hat dieselbe Grössenordnung wie $\frac{1}{t}$. Ist $b > a$, so strebt x für $t \rightarrow \infty$ wiederum nach a , und zwar, falls $b-a$ nicht klein ist, sehr schnell; $a-x$ hat in diesem Falle dieselbe Grössenordnung wie $e^{-(b-a)t}$. Ist schliesslich $b < a$, so strebt x bei unbeschränkt wachsendem t nach b und das geht wiederum, falls $a-b$ nicht klein ist, schnell, da $b-x$ dann die Grössenordnung von $e^{-(a-b)t}$ besitzt. Im Spezialfall $b = a$ ist daher die Reaktion für grosses t nur langsam, während der Prozess in den andern Fällen, nämlich wenn $b > a$ oder $b < a$ ist, für grosse Werte von t verhältnismässig schnell verläuft. Wir betonen diese Tatsache, weil wir bei den folgenden Problemen einem analogen Ergebnis begegnen werden. Die Reaktionsgeschwindigkeit wird für grosses t in erheblichem Masse vom Verhältnis der Anfangskonzentrationen abhängen und, wie wir sehen werden, brauchen wir bei unseren späteren Problemen in der Untersuchung des Reaktionsverlaufs für grosse Werte von t verschiedene Methoden, je nach der Wahl der Anfangskonzentrationen. Dieser Schwierigkeit begegnen wir nicht, wenn wir die Reaktion nur für nicht zu grosses t kennen wollen; bei den durch uns untersuchten Problemen reicht in diesem Fall eine und dieselbe Methode aus.

Kehren wir nun zu der Reaktion zwischen Diol und Bleitetraacetat zurück, und zwar für den Spezialfall $b = a$. Gilt (1), so hat $\frac{x}{ta(a-x)}$ den konstanten Wert k . In der Tat fanden wir beim synthetischen Diol 69° für diesen Bruch einen konstanten Wert, aber zu unserer Verwunderung nahm der genannte Bruch beim Diol 74.5° bei wachsender Zeit monoton ab. Da eine Wiederholung der Experimente dasselbe Resultat ergab, muss man folgern, dass das Diol 74.5° keine einheitliche Substanz sei. Die Abnahme des Bruches ist begreiflich, wenn das Diol 74.5° aus zwei mit verschiedener Geschwindigkeit reagierenden Substanzen besteht. Die Reaktion des Diols

74.5° mit Chlorwasserstoff hat diese Auffassung bestätigt; in kleiner Ausbeute entsteht ein drittes, gegen Säuren ziemlich beständiges Isomere, nämlich ein bei 88° schmelzendes Diol. Dieses Diol 88° gibt bei der Oxydation mit Bleitetraacetat für $\frac{x}{ta(a-x)}$ einen konstanten Wert und kann daher einheitlich sein.

Bei der Untersuchung der Schmelzdiagramme der Mischungen der drei Diole stellte es sich heraus, dass das Diol 74.5° eine Molekularverbindung von 2 Molekülen des Diols 69° und 3 Molekülen des Diols 88° ist; die Mischung dieser einheitlichen Diole ergab das Diol 74.5°. Das Diol 69° wird viel schneller als das Diol 88° von Säuren angegriffen, so dass die Behandlung des Gemisches mit Chlorwasserstoff nur die letzte Komponente übrig lässt.

Wir wollen untersuchen, ob die Oxydationsgeschwindigkeit des zusammengesetzten Diols 74.5° mit den aus den Schmelzpunktsdiagrammen erhaltenen Resultate übereinstimmt. Von den gemachten Messungen werden wir drei Reihen erwähnen, die wir bezw. mit I, II und III bezeichnen. Die Reaktionsgeschwindigkeit k bezeichnen wir für Diol 69° mit k_1 und für Diol 88° mit k_2 ; die Anfangskonzentrationen dieser beiden Stoffe nennen wir bezw. a_1 und a_2 , sodass $a = a_1 + a_2$ die Anfangskonzentration des gemischten Diols ist.

Um die Oxydation bei 0° ausführen zu können, haben wir in Versuch I eine Lösung von Bleitetrapropionat in Propionsäure als Oxydationsmittel genommen. Die Versuche II und III sind bei 20° mit einer Lösung von Bleitetraacetat in Essigsäure ausgeführt worden. Bei den Versuchen I und II haben wir das Diol 74.5° selbst genommen, aber im Experiment III haben wir statt dieses Diols eine Mischung von 1 Molekül Diol 69° und 2 Molekülen Diol 88° gewählt.

In allen drei Versuchen wählen wir die Anfangskonzentration des Oxydationsmittels (Bleitetrapropionat oder Bleitetraacetat) gleich der Anfangskonzentration a des gemischten Diols. Die Konzentration des gemischten Diols nach t Minuten bezeichnen wir mit $a-x = av$. Was γ ist, werden wir später mitteilen.

Versuch I. Mischung der Diole und Bleitetrapropionat (0°).

$k_1 = 3.09$; $k_2 = 0.57$; $a_1 = 0.4 a$; $a_2 = 0.6 a$; $a = 0.00506$; $\gamma = 1.92$.

t	$100(a-x)$	$\frac{x}{a}$	$v = 1 - \frac{x}{a}$	t	$100(a-x)$	$\frac{x}{a}$	$v = 1 - \frac{x}{a}$
0	0.506	0	1	49	0.374	0.261	0.739
15	0.450	0.111	0.889	68	0.344	0.320	0.680
25½	0.425	0.160	0.840	89	0.317	0.374	0.626
38	0.394	0.221	0.779	104	0.303	0.401	0.599

Versuch II. Mischung der Diole und Bleitetraacetat (20°).

 $k_1 = 26.5; k_2 = 3.68; a_1 = 0.4 a; a_2 = 0.6 a; a = 0.005; \gamma = 1.820.$

t	100 (a-x)	$\frac{x}{a}$	$v = 1 - \frac{x}{a}$	$\frac{1}{v}$	$\frac{1}{v} - k_2 a t$	Berechnet	
						v	$\frac{x}{a}$
0	0.500	0	1	1	1	—	—
6	0.378	0.244	0.756	1.323	1.213	—	—
11	0.321	0.358	0.642	1.558	1.356	—	—
17	0.282	0.436	0.564	1.773	1.460	—	—
25	0.244	0.512	0.488	2.049	1.589	—	—
35	0.215	0.570	0.430	2.326	1.682	—	—
45	0.195	0.610	0.390	2.564	1.736	—	—
60	0.172	0.656	0.344	2.907	1.803	—	—
75	0.155	0.690	0.310	3.226	1.846	0.312	0.688
90	0.142	0.716	0.284	3.521	1.865	0.288	0.712
105	0.131	0.738	0.262	3.817	1.885	0.266	0.734
120	0.122	0.756	0.244	4.098	1.890	0.248	0.752
150	0.107	0.786	0.214	4.673	1.913	0.218	0.782
180	0.095	0.810	0.190	5.263	1.951	0.195	0.805
210	0.085	0.830	0.170	5.882	2.018	0.176	0.824
240	0.077	0.846	0.154	6.494	2.078	0.160	0.840
270	0.069	0.862	0.138	7.246	2.278	0.147	0.853
420	0.048	0.904	0.096	10.417	2.689	0.104	0.896

Wir werden nun das Problem folgendermassen allgemein formulieren: Eine Substanz B gibt mit jeder der beiden Komponenten A_1 und A_2 einer Mischung eine bimolekulare Reaktion; die Anfangskonzentrationen von B , A_1 und A_2 seien bezw. b , a_1 und a_2 . Es werde gefragt, wie die Konzentrationen von der Zeit abhängen. Sind $a_1 - x_1$, $a_2 - x_2$ und $b - x = b - (x_1 + x_2)$ die Konzentrationen nach t Minuten von A_1 , A_2 und B , so liefert die Teilreaktion zwischen B und A_1 die Differentialgleichung

$$\frac{dx_1}{dt} = k_1 (b - x) (a_1 - x_1)$$

und die Teilreaktion zwischen B und A_2 gibt

$$\frac{dx_2}{dt} = k_2 (b - x) (a_2 - x_2),$$

sodass die Aufgabe ist das System dieser zwei Differentialgleichungen

Versuch III. Mischung der Diole und Bleitetraacetat (20°).

$$k_1 = 26.5; k_2 = 3.68; a_1 = \frac{1}{3}a; a_2 = \frac{2}{3}a; a = 0.005; \gamma = 1.604.$$

t	100 (a-x)	$\frac{x}{a}$	$v = 1 - \frac{x}{a}$	$\frac{1}{v}$	$\frac{1}{v} - k_2 a t$	Berechnet	
						v	$\frac{x}{a}$
0	0.500	0	1	1	1	—	—
5	0.392	0.216	0.784	1.276	1.184	—	—
11	0.332	0.336	0.664	1.506	1.304	—	—
17	0.291	0.418	0.582	1.718	1.405	—	—
25	0.257	0.486	0.514	1.946	1.486	—	—
35	0.278	0.544	0.456	2.193	1.549	—	—
45	0.205	0.590	0.410	2.439	1.611	—	—
60	0.180	0.640	0.360	2.778	1.674	—	—
75	0.161	0.678	0.322	3.106	1.726	0.335	0.665
90	0.146	0.708	0.292	3.425	1.769	0.307	0.693
105	0.134	0.732	0.268	3.731	1.799	0.283	0.717
120	0.123	0.754	0.246	4.065	1.857	0.262	0.738
150	0.107	0.786	0.214	4.673	1.913	0.229	0.781
180	0.095	0.810	0.190	5.263	1.951	0.204	0.796
210	0.085	0.830	0.170	5.882	2.018	0.188	0.812
240	0.076	0.848	0.152	6.579	2.163	0.166	0.834
270	0.068	0.864	0.136	7.353	2.385	0.152	0.848
400	0.049	0.902	0.098	10.204	2.844	0.111	0.889

zu untersuchen; hierin ist $x = x_1 + x_2$. Dieses Differentialsystem hat den Nachteil, dass es fünf verschiedene Parameter k_1 , k_2 , a_1 , a_2 und b enthält. Wird

$$\frac{k_2}{k_1} = \mu \quad \text{und} \quad \frac{b}{a_1 + a_2} = 1 + \lambda$$

gesetzt, so geht das Differentialsystem durch die Substitution

$$a_1 - x_1 = (a_1 + a_2) y; \quad a_2 - x_2 = (a_1 + a_2) z; \quad (a_1 + a_2) k_1 t = T$$

über in das System

$$\frac{dy}{dT} = -y(y + z + \lambda); \quad \frac{dz}{dT} = -\mu z(y + z + \lambda),$$

das nur die zwei Parameter μ und λ enthält. Ohne Beschränkung können wir $\mu \leq 1$ voraussetzen, da wir sonst nur k_1 und k_2 untereinander zu

vertauschen brauchen. Wir dürfen sogar $\mu < 1$ annehmen, da der Spezialfall $\mu = 1$ elementar behandelt werden kann. Wir werden in dieser Mitteilung fünf verschiedene Probleme behandeln und auf jedes dieser Probleme eine geeignete Methode anwenden.

Erstes Problem.

Zu irgend einer Zeit $T = T_0$ seien $y = y_0$ und $z = z_0$ gegeben; dabei sei $y_0 + z_0 + \lambda$ positiv. Ist es möglich y und z als Funktionen von T in der Umgebung von T_0 zu bestimmen? Die Antwort auf diese Frage lautet bejahend. Für jedes zwischen $T_0 - \frac{1}{y_0 + z_0 + |\lambda|}$ und $T_0 + \frac{1}{y_0 + z_0 + |\lambda|}$ liegende T können y und z nach steigenden Potenzen von $T - T_0$ entwickelt werden und wir können diese Entwicklungen auf die folgende Gestalt bringen

$$\left. \begin{aligned} y &= c_0 - c_1 (T - T_0) + c_2 (T - T_0)^2 - c_3 (T - T_0)^3 + \dots \\ z &= g_0 - g_1 (T - T_0) + g_2 (T - T_0)^2 - g_3 (T - T_0)^3 + \dots \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

also

$$y + z = l_0 - l_1 (T - T_0) + l_2 (T - T_0)^2 - l_3 (T - T_0)^3 + \dots,$$

wo $l_n = c_n + g_n$ ist. Hierin ist $c_0 = y_0$ und $g_0 = z_0$; die Koeffizienten $c_1, c_2, \dots, g_1, g_2, \dots, l_1, l_2, \dots$ sind Polynome in y_0, z_0, μ und λ mit positiven Koeffizienten, die durch die rekurrenten Beziehungen

$$n c_n = (\lambda + l_0) c_{n-1} + l_1 c_{n-2} + l_2 c_{n-3} + \dots + l_{n-1} c_0 \quad (3)$$

und

$$\frac{1}{\mu} n g_n = (\lambda + l_0) g_{n-1} + l_1 g_{n-2} + l_2 g_{n-3} + \dots + l_{n-1} g_0 \quad (4)$$

bestimmt werden, insbesondere

$$c_1 = (\lambda + l_0) c_0 = y_0 (y_0 + z_0 + \lambda);$$

$$g_1 = \mu (\lambda + l_0) g_0 = \mu z_0 (y_0 + z_0 + \lambda);$$

$$l_1 = (y_0 + \mu z_0) (y_0 + z_0 + \lambda);$$

$$2 c_2 = (\lambda + l_0) c_1 + l_1 c_0 = y_0 (y_0 + z_0 + \lambda) (2 y_0 + z_0 + \mu z_0 + \lambda),$$

$$2 g_2 = \mu (\lambda + l_0) g_1 + \mu l_1 g_0 = \mu z_0 (y_0 + z_0 + \lambda) (\mu y_0 + y_0 + 2 \mu z_0 + \mu \lambda),$$

$$2 l_2 = (y_0 + z_0 + \lambda) \{ y_0 (2 y_0 + z_0 + \lambda) + 2 y_0 z_0 \mu + \mu^2 z_0 (y_0 + 2 z_0 + \lambda) \}.$$

Wie wir beweisen werden, ist für $n = 1, 2, \dots$

$$|c_n| \leq y_0 (y_0 + z_0 + |\lambda|)^n \quad \text{und} \quad |g_n| \leq \mu z_0 (y_0 + z_0 + |\lambda|)^n, \quad (5)$$

also

$$|l_n| \leq (y_0 + \mu z_0) (y_0 + z_0 + |\lambda|)^n.$$

Diese Ungleichungen liefern eine obere Schranke für die Fehler, die man macht, wenn man die gefundenen Reihenentwicklungen irgendwo abbricht.

Beispiel. Im Experiment I ist

$$\lambda = 0; \quad \mu = \frac{k_2}{k_1} = \frac{0.57}{3.09} = 0.184$$

und

$$t = \frac{T}{a k_1} = \frac{T}{0.00506 \times 3.09} = 64.0 T.$$

Wählt man $T_0 = 0$, so ist

$$y_0 = 0.4; \quad z_0 = 0.6; \quad y_0 + z_0 + |\lambda| = 1.$$

Die im Obigen genannten Entwicklungen konvergieren jedenfalls für jedes T mit Absolutwert < 1 , also für jedes positive $t < 64$. Für jedes positive $t < 64$ können wir also $\frac{x}{a} = 1 - y - z$ nach steigenden Potenzen von t entwickeln und diese Entwicklung hat die Gestalt

$$\frac{x}{a} = l_1 \cdot \frac{t}{64} - l_2 \left(\frac{t}{64} \right)^2 + l_3 \left(\frac{t}{64} \right)^3 \dots$$

Mit Rücksicht auf die rekurrente Beziehungen (3) und (4) findet man

$$\begin{aligned} c_0 &= 0.4; & g_0 &= 0.6; & l_0 &= c_0 + g_0 = 1; \\ c_1 &= c_0 = 0.4; & g_1 &= \mu g_0 = 0.111; & l_1 &= c_1 + g_1 = 0.511; \\ c_2 &= \frac{1}{2} (c_1 + l_1 c_0) = \frac{1}{2} (0.4 + 0.204) = 0.302; \\ g_2 &= \frac{1}{2} \mu (g_1 + l_1 g_0) = \frac{1}{2} \mu (0.111 + 0.307) = \frac{1}{2} \mu \times 0.418 = 0.039; \\ l_2 &= c_2 + g_2 = 0.341; \\ c_3 &= \frac{1}{3} (c_2 + l_1 c_1 + l_2 c_0) = \frac{1}{3} (0.302 + 0.204 + 0.136) = \frac{1}{3} \times 0.642 = 0.214; \\ g_3 &= \frac{1}{3} \mu (g_2 + l_1 g_1 + l_2 g_0) = \frac{1}{3} \mu (0.039 + 0.057 + 0.205) \\ &= \frac{1}{3} \mu \times 0.301 = 0.019; \\ l_3 &= c_3 + g_3 = 0.233. \end{aligned}$$

Bricht man die für $\frac{x}{a}$ gefundene Entwicklung unmittelbar nach dem Gliede $\pm l_n \left(\frac{t}{64} \right)^n$ ab, so ist der gemachte Fehler absolut kleiner als $l_1 \left(\frac{t}{64} \right)^{n+1}$, also kleiner als $0.52 \left(\frac{t}{64} \right)^{n+1}$. Die Theorie liefert daher für $\frac{x}{a}$ nach 15 Minuten

$$\begin{aligned} \frac{x}{a} &= 0.511 \times \frac{15}{64} - 0.341 \times \left(\frac{15}{64} \right)^2 + 0.233 \left(\frac{15}{64} \right)^3 \\ &= 0.120 - 0.019 + 0.03 = 0.104 \end{aligned}$$

und sie gibt für $\frac{x}{a}$ nach 25.5 Minuten

$$\begin{aligned}\frac{x}{a} &= 0.511 \times \frac{25.5}{64} - 0.341 \times \left(\frac{25.5}{64}\right)^2 + 0.233 \left(\frac{25.5}{64}\right)^3 \\ &= 0.204 - 0.054 + 0.012 = 0.162;\end{aligned}$$

diese Werte stimmen sehr gut mit den experimentell gefundenen Werten 0.111 und 0.160 überein.

Zweites Problem.

Im zu untersuchenden Differentialsystem treten drei Veränderliche T , y und z auf. Zwischen y und z besteht eine einfache Beziehung, denn aus

$$\frac{dz}{dy} = \mu \frac{z}{y} \quad \text{folgt} \quad z = C_1 y^\mu, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

wo C_1 konstant ist. Wir brauchen also noch eine Beziehung zwischen den genannten drei Veränderlichen. Können wir diese finden, wenn λ positiv ist? Das ist in der Tat der Fall für jedes T , wofür $y + z < \lambda$ ist; denn dann hat man

$$\lambda T = -\log y - \sum'_{\substack{n \geq 0 \\ m \geq 0}} \frac{(-1)^{m+n} \binom{m+n}{n} z^m y^n}{(n + m\mu) \lambda^{m+n}} + C_2, \quad . \quad . \quad (7)$$

wo C_2 constant ist und wo der Strich bezeichnet, dass das Glied mit $n = m = 0$ nicht auftritt. In diesen Mitteilungen bezeichnet $\log p$ immer den natürlichen Logarithmus von p , also den Logarithmus mit der Grundzahl e . Wir können auch schreiben

$$\begin{aligned}\lambda T &= -\log y + \frac{1}{\lambda} \log \left(1 + \frac{y}{\lambda}\right) + \frac{1}{\mu \lambda} \log \left(1 + \frac{z}{\lambda}\right) \\ &\quad - \sum_{\substack{n \geq 1 \\ m \geq 1}} \frac{(-1)^{m+n} \binom{m+n}{n} z^m y^n}{(n + m\mu) \lambda^{m+n}} + C_2.\end{aligned}$$

Diese Formeln sind sehr bequem für grosses T , da dann y und z klein sind.

Nehmen wir an, dass wir die Konstanten C_1 und C_2 bestimmt haben. Ist $\frac{x}{a} = 1 - (y + z)$ gegeben, so kann man mittels (6) die Zahlen y und z , also mittels (7) auch T berechnen.

Ist umgekehrt T gegeben und wird $\frac{x}{a} = 1 - (y + z)$ gefragt, so bestimmen wir zunächst zwei Zahlen y_0 und z_0 , die der Beziehung (6) genügen und vermutlich approximativ gleich y und z sind; ersetzen wir in (7) y durch y_0 und z durch z_0 , so geht T in T_0 über mit der Eigenschaft $y = y_0$ und $z = z_0$ für $T = T_0$. Liegt nun T_0 nicht zu weit von T entfernt, so kann man mit der beim ersten Problem entwickelten Methode $\frac{x}{a}$ berechnen.

Drittes Problem.

Ist es möglich y und z als explizite Funktionen von T zu schreiben, wenn λ negativ ist? In diesem Fall setzen wir $\lambda = -\kappa$, sodass κ positiv ist. Die Schwierigkeit in diesem Falle ist, dass y und z bei unbeschränkt wachsender Zeit nicht nach Null streben, da $y + z = \kappa$ positiv ist und nach Null strebt. Bezeichnen wir mit η und ζ die Grenzwerte von y und z , so ist $\eta + \zeta = \kappa$ und aus (6) folgt $\zeta = C_1 \eta^\mu$, sodass wir η und ζ berechnen können. Wir werden zeigen, dass für hinreichend grosses T die Beziehungen

$$y = \eta + \sum_{h=1}^{\infty} A_h e^{-(k_1 \eta + k_2 \zeta) h a t + h \gamma'} \quad \text{und} \quad z = \zeta + \sum_{h=1}^{\infty} B_h e^{-(k_1 \eta + k_2 \zeta) h a t + h \gamma'} \quad (8)$$

gelten, wo γ' eine Konstante bezeichnet, $A_1 = \eta$, $B_1 = \mu \zeta$ ist und die übrigen Koeffizienten A_h und B_h durch die rekurrenten Relationen

$$(\eta + \mu \zeta) h A_h = \eta (A_h + B_h) + \sum_{n=1}^{h-1} A_{h-n} (A_n + B_n) \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

und

$$(\eta + \mu \zeta) h B_h = \mu \zeta (A_h + B_h) + \mu \sum_{n=1}^{h-1} B_{h-n} (A_n + B_n) \quad . \quad . \quad (10)$$

bestimmt werden können, insbesondere

$$2 (\eta + \mu \zeta) A_2 = \eta (2\eta + \mu \zeta + \mu^2 \zeta)$$

und

$$2 (\eta + \mu \zeta) B_2 = \mu \zeta (\eta + \mu \eta + 2\mu^2 \zeta).$$

Wir werden beweisen dass wegen $\mu < 1$

$$0 < A_h < \eta, \quad 0 < B_h < \mu \zeta \quad (h \geq 2). \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

ist und dass die für y und z gefundenen Entwicklungen für jedes $t > \frac{\gamma'}{(k_1 \eta + k_2 \zeta) a}$ gelten.

Viertes Problem.

Ist es möglich eine Beziehung zwischen t , y und z zu bekommen, wenn $\lambda = 0$ ist? Wir meinen natürlich eine Beziehung, die nicht mit (6) äquivalent ist. Ist $\mu < \frac{1}{2}$, so können wir eine solche Relation finden für jedes t , wofür $y < z$ ist; diese letzte Ungleichung ist gewiss für hinreichend grosses t erfüllt, da $\frac{y}{z}$ wegen (6) nach Null strebt. Wir bezeichnen $\frac{y}{z}$ mit ϱ und $\frac{\mu}{1-\mu}$ mit σ , sodass $0 < \sigma < 1$ ist. Für jedes t mit der Eigenschaft $\varrho < 1$ ist, wie wir beweisen werden,

$$k_2 a t = \frac{1}{z} \psi(\varrho; \sigma) - \gamma, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

wo γ eine Konstante bezeichnet, und

$$\begin{aligned} \psi(\varrho; \sigma) &= 1 + \sigma \log(1 + \varrho) + \sigma^2 \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} \varrho^h}{h(h-\sigma)} \\ &= 1 + \sigma \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} \varrho^h}{h-\sigma} \end{aligned}$$

Beispiel. Anwendung auf den Versuch I, wobei

$$k_2 a = 0,57 \times 0,00506 = 0,00288$$

und

$$\sigma = \frac{k_2}{k_1 - k_2} = \frac{0,57}{3,09 - 0,57} = \frac{0,57}{2,52} = 0,226,$$

also

$$0,00288 t = \frac{1}{z} \psi(\varrho; 0,226) - \gamma$$

ist. Um die Konstante γ zu bestimmen, setzen wir $t = 0$, also $z = 0,6$ und $\varrho = \frac{2}{3}$, sodass wir finden

$$\begin{aligned} \gamma &= \frac{10}{6} \psi\left(\frac{2}{3}; 0,226\right) \\ &= \frac{10}{6} \left\{ 1 + 0,226 \log \frac{5}{3} + 0,226^2 \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} \left(\frac{2}{3}\right)^h}{h(h-0,226)} \right\} \\ &= \frac{10}{6} \times 1,152 = 1,92. \end{aligned}$$

Folglich ist

$$0,00288 t = \frac{1}{z} \psi(\varrho; 0,226) - 1,92.$$

Es werde nun gefragt wann $\frac{x}{a}$ den Wert 0,401 hat. Wird $z = \frac{6}{10} u$ gesetzt, so ist

$$\frac{6}{10} u + y = z + y = 1 - \frac{x}{a} = 0.599$$

und Formel (6) liefert

$$y = 0.4 \times u^{\frac{1}{\mu}} = 0.4 \times u^{5.42},$$

somit

$$u + \frac{2}{3} u^{5.42} = 0.998,$$

woraus hervorgeht

$$u = 0.800; \quad z = 0.480; \quad y = 0.119; \quad \varrho = 0.248.$$

Man hat daher

$$\begin{aligned} \psi(\varrho; 0.226) &= 1 + 0.226 \log 1.248 + 0.226^2 \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} (0.248)^h}{h(h-0.226)} \\ &= 1.065 \end{aligned}$$

und

$$\frac{1}{z} \psi(\varrho; 0.226) = \frac{1.065}{0.480} = 2.22,$$

also

$$t = \frac{2.22 - 1.92}{0.00288} = 104.$$

Dieses Ergebnis stimmt genau mit dem experimental gefundenen Resultat überein.

Fünftes Problem.

Gefragt wird nach dem asymptotischen Charakter der Konzentration, m.a.W. es wird gefragt nach dem Verhalten von $x = a(1-y-z)$ für sehr grosses t .

Betrachten wir zunächst den Fall $\lambda > 0$. Dann streben y und z bei unbeschränkt wachsendem t nach Null, sodass aus (7) folgt, dass $\lambda T + \log y$ einen Grenzwert hat. Wegen (6) ist $\log z - \mu \log y$ konstant, sodass auch

$$\log(y+z) - \mu \log y = \log z - \mu \log y + \log \left(1 + \frac{y}{z} \right)$$

nach einer festen Zahl strebt. Folglich hat auch

$$\lambda a k_2 t + \log(a-x) = \lambda \mu T + \log(y+z) + \log a$$

einen Grenzwert, womit bewiesen ist:

Ist $b > a$, so strebt $(b-a) k_2 t + \log(a-x)$ bei unbeschränkt wachsendem t nach einer Konstante.

Jetzt werden wir das asymptotische Verhalten von x für negatives λ untersuchen. Wie wir schon bemerkt haben, streben y und z dann nach bekannten Grenzwerten η und ζ , deren Summe $\eta + \zeta$ den Wert $\kappa = -\lambda$ hat. Aus (8) folgt, dass

$$e^{(k_1 \eta + k_2 \zeta) a t} (y + z - \kappa), \text{ also auch } (k_1 \eta + k_2 \zeta) a t + \log(y + z - \kappa)$$

einen Grenzwert besitzt. Hieraus folgt, wegen

$$y + z - \kappa = 1 - \frac{x}{a} - \frac{a-b}{a} = \frac{b-x}{a};$$

Ist $b < a$, so strebt

$$(k_1 \eta + k_2 \zeta) a t + \log(b-x)$$

bei unbeschränkt wachsendem t nach einer Konstante; hierin sind η und ζ die Grenzwerte von y , bzw. z .

Es erübrigt uns noch den Fall $\lambda = 0$ zu untersuchen. In diesem Fall ist des Resultat ein ganz anderes. Wir setzen dabei $\mu < \frac{1}{2}$ voraus. Bei unbeschränkt wachsendem t strebt $\frac{\varrho}{z} = \frac{y}{z^2}$ wegen (6) nach Null, sodass auch

$$\frac{\psi(\varrho; \sigma) - 1}{z} = \frac{\sigma \log(1 + \varrho)}{z} + \sigma^2 \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} \varrho^h}{h(h-\sigma)z}$$

nach Null strebt. Ausserdem ist

$$0 < \frac{1}{z} - \frac{1}{y+z} = \frac{y}{z(y+z)} < \frac{\varrho}{z};$$

aus (12) geht somit hervor, dass

$$\frac{1}{y+z} - k_2 a t$$

bei unbeschränkt wachsendem t nach γ strebt. Hiermit ist bewiesen:

Ist $b = a$ und $\mu < \frac{1}{2}$, so strebt $\frac{1}{1 - \frac{x}{a}} - k_2 a t$ nach der Zahl

$$\gamma = \frac{1}{z_0} \psi\left(\frac{y_0}{z_0}; \sigma\right),$$

wo y_0 und z_0 die Werte von y , bzw. z zur Zeit $t=0$ bezeichnen; hierbei wird $y_0 < z_0$ vorausgesetzt.

Die obigen Resultate liefern ein sehr bequemes Mittel um zu unter-

suchen, ob das Experiment für grosses t mit der Theorie übereinstimmt oder nicht. Stimmen die bei den Versuchen II und III experimentell gefundenen Werte von $\frac{x}{a}$ genau mit der Theorie überein, so wären die in der sechsten Spalte unter $\frac{1}{v} - k_2 a t$ auftretenden Zahlen konstant, nämlich bei dem Experiment II gleich 1.820 und bei dem Experiment III gleich 1.604. Das ist nicht der Fall; die Reaktionen II und III verlaufen für grosses t etwas schneller als die Theorie angibt. Auf diese Tatsache kommen wir zurück in unserer folgenden Mitteilung, in der wir noch ein sechstes Problem behandeln werden.

Der Wert, den $\frac{1}{1 - \frac{x}{a}}$ nach der Theorie annimmt, ist approximativ gleich

$a k_2 t + \gamma$. Auf diese Art kann man leicht für die Experimente II und III die in der 7ten und 8ten Spalte vorkommenden theoretischen Werte von $\frac{x}{a}$ berechnen. Nehmen wir z.B. beim Versuch II $t = 420$. Dann besitzt der experimentell gefundene Wert von $v = 1 - \frac{x}{a}$ die Eigenschaft

$$\frac{1}{v} - a k_2 t - \gamma = 2.689 - 1.820 = 0.869;$$

man findet daher den theoretischen Wert von $\frac{1}{v}$ durch Verminderung des experimentalen Wertes um 0.869. Der theoretische Wert von v für $t = 420$ ist somit beim Experiment II

$$\frac{1}{10.417 - 0.869} = \frac{1}{9.548} = 0.104,$$

und der theoretische Wert von $\frac{x}{a}$ ist dann 0.896. Obgleich die Reaktion für grosses t etwas schneller verläuft als die Theorie angibt, ist die Abweichung nicht gross; für $\frac{x}{a}$ ist diese Abweichung, sogar bei $t = 420$, nicht grösser als 1 %.

Ist $\lambda = 0$, $\mu < \frac{1}{2}$ und $y_0 < z_0$, so liefert $a k_2 t + \gamma$ für hinreichend grosses t einen approximativen Wert, aber diese Approximation ist nur scharf, wenn $\frac{y}{z^2}$ klein ist. Ist $\frac{y}{z^2}$ nicht klein genug, so empfiehlt es sich

$$\tau = \frac{z_0}{y_0} \{z_0 (a k_2 t + \gamma)\}^{\frac{1}{2}}$$

einzuführen. Einerseits bekommen wir dann

$$\tau = \frac{1}{\varrho} + A + B\varrho + C\varrho^2 + \dots, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (13)$$

andererseits

$$\varrho = \frac{1}{\tau - A} + \frac{B}{(\tau - A)^3} + \frac{C}{(\tau - A)^4} + \dots \quad (14)$$

mit

$$A = \frac{1}{1 - \sigma}; \quad B = \frac{\sigma}{2(1 - \sigma)(2 - \sigma)}$$

und

$$C = \frac{-\sigma}{2(2 - \sigma)} + \frac{\sigma}{3(3 - \sigma)} - \frac{\sigma^2}{6(1 - \sigma)^2}.$$

Ist t , also τ bekannt, so kann man mittels (14) das Verhältnis $\varrho = \frac{y}{z}$, also auch y , z und $y + z = 1 - \frac{x}{a}$ berechnen. Ist umgekehrt $y + z$ gegeben, so kann man zunächst $\varrho = \frac{y}{z}$ und dann die korrespondierende Zeit t mit Hilfe von (13) bestimmen.

Beispiel. Wie gross ist $\frac{x}{a}$ bei dem Versuch I nach 104 Minuten? Dann ist

$$a k_2 t = 0.00288 \times 104 = 0.300;$$

$$z_0 (a k_2 t + \gamma) = 0.6 (0.30 + 1.92) = 1.332,$$

$$\tau = \frac{3}{2} \times 1.332^{4.421} = 5.327,$$

$$\tau - A = 5.327 - 1.292 = 4.035,$$

daher

$$\varrho = \frac{1}{4.035} + \frac{B}{4.035^3} + \frac{C}{4.035^4} + \dots = 2.48,$$

woraus folgt

$$y = 0.119; \quad z = 0.480; \quad \frac{x}{a} = 1 - (y + z) = 0.401,$$

ein Resultat, das genau mit dem Experiment übereinstimmt.

Jetzt die Beweise für die in dieser Mitteilung behandelten Probleme.

Erstes Problem. Wird $c_0 = y_0$ und $g_0 = z_0$ gesetzt, und werden die Zahlen c_n und g_n ($n \geq 1$) durch die rekurrenten Beziehungen (3) und (4) definiert, so gelten die Ungleichungen (5); denn diese Ungleichungen gelten für $n = 1$, und sind sie für $1, 2, \dots, n-1$ statt n bewiesen, so folgen

sie unmittelbar aus den rekurrenten Beziehungen. Die in (2) auftretenden Reihen konvergieren somit für jedes T zwischen $T_0 - \frac{1}{y_0 + z_0 + |\lambda|}$ und $T_0 + \frac{1}{y_0 + z_0 + |\lambda|}$ und definieren in diesem Intervall zwei Funktionen y und z , die dort dem gegebenen Differentialsystem genügen; denn man hat wegen (3)

$$\begin{aligned} y(y+z+\lambda) &= \sum_{n=0}^{\infty} (-1)^n (T-T_0)^n \sum_{h=0}^n c_h l_{n-h} + \lambda \sum_{n=0}^{\infty} (-1)^n c_n (T-T_0)^n \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} (-1)^n (n+1) c_{n+1} (T-T_0)^n = -\frac{dy}{dT} \end{aligned}$$

und genau so beweist man

$$\mu z(y+z+\lambda) = -\frac{dz}{dT}.$$

Zweites Problem. Bezeichnet man die rechte Seite von (7) mit U , so ist

$$\begin{aligned} \frac{dU}{dT} &= \frac{\partial U}{\partial y} \frac{dy}{dT} + \frac{\partial U}{\partial z} \frac{dz}{dT} = -(y+z+\lambda) \left(y \frac{\partial U}{\partial y} + \mu z \frac{\partial U}{\partial z} \right) \\ &= (y+z+\lambda) \left(1 + \sum_{\substack{n \geq 0 \\ m \geq 0}}' (-1)^{m+n} \binom{m+n}{n} z^m y^n \lambda^{-m-n} \right) \\ &= (y+z+\lambda) \left(1 + \sum_{h=1}^{\infty} (-1)^h (y+z)^h \lambda^{-h} \right) \\ &= (y+z+\lambda) \left(1 - \frac{y+z}{(y+z+\lambda)} \right) = \lambda, \end{aligned}$$

sodass U bis auf ein konstantes Glied gleich λT ist.

Drittes Problem. Wird $A_1 = \eta$ und $B_1 = \mu \zeta$ gesetzt, und werden A_h und B_h ($h \geq 2$) durch die rekurrenten Beziehungen (9) und (10) bestimmt, so gelten die Ungleichungen (11) für $h \geq 2$; denn diese Ungleichungen sind evident für $h=2$ und sind sie für $2, 3, \dots, h-1$ statt h schon bewiesen, so folgen sie aus den rekurrenten Relationen (9) und (10).

Die in (8) auftretenden Reihen definieren somit für jedes $t > \frac{\gamma'}{(k_1 \eta + k_2 \zeta) a}$ zwei Funktionen y und z und diese zwei Funktionen genügen dem gegebenen Differentialsystem, wie man unmittelbar durch Substitution verifizieren kann.

Viertes Problem. Differentiiert man die rechte Seite von (12) nach T , so bekommt man

$$\begin{aligned}
 & -\frac{1}{z^2} \psi(\varrho; \sigma) \frac{dz}{dT} + \frac{1}{z} \frac{\partial \psi}{\partial \varrho} \frac{1}{z^2} \left(z \frac{dy}{dT} - y \frac{dz}{dT} \right) \\
 & = \psi(\varrho; \sigma) \frac{\mu}{z} (y+z) - \frac{\partial \psi}{\partial \varrho} (1-\mu) \frac{y}{z^2} (y+z) \\
 & = \psi(\varrho; \sigma) (1-\mu) \sigma (\varrho+1) - \frac{\partial \psi}{\partial \varrho} (1-\mu) (\varrho^2 + \varrho) \\
 & = (1-\mu) \sigma (\varrho+1) \left\{ 1 + \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} \sigma \varrho^h}{h-\sigma} \right\} - (1-\mu) \sigma (\varrho+1) \sum_{h=1}^{\infty} \frac{(-1)^{h-1} h \varrho^h}{h-\sigma} \\
 & = (1-\mu) \sigma (\varrho+1) \left\{ 1 - \sum_{h=1}^{\infty} (-1)^{h-1} \varrho^h \right\} = (1-\mu) \sigma (\varrho+1) \left(1 - \frac{\varrho}{1+\varrho} \right),
 \end{aligned}$$

und diese Antwort ist gleich $(1-\mu) \sigma = \mu$, sodass die rechte Seite von (12) bis auf ein konstantes Glied den Wert $\mu T = k_2 a t$ hat.

Fünftes Problem. Aus (6) geht hervor

$$z = \frac{z_0}{y_0^\mu} y^\mu, \quad \text{also} \quad z = \frac{z_0^{\frac{1}{1-\mu}}}{y_0^{\frac{\mu}{1-\mu}}} \varrho^{\frac{\mu}{1-\mu}} = \frac{z_0^{\frac{\sigma}{1-\mu}}}{y_0^{\frac{\sigma}{1-\mu}}} \varrho^\sigma,$$

sodass aus (12) folgt

$$\begin{aligned}
 \tau &= \frac{z_0^{1+\frac{1}{\sigma}}}{y_0} \cdot \frac{y_0 \varrho^{-1}}{z_0^{\frac{1}{\mu}}} \psi^{\frac{1}{\sigma}}(\varrho; \sigma) = \frac{1}{\varrho} \psi^{\frac{1}{\sigma}}(\varrho; \sigma) \\
 &= \frac{1}{\varrho} \left\{ 1 + \frac{\sigma \varrho}{1-\sigma} - \frac{\sigma \varrho^2}{2-\sigma} + \frac{\sigma \varrho^3}{3-\sigma} \dots \right\}^{\frac{1}{\sigma}} \\
 &= \frac{1}{\varrho} + A + B \varrho + C \varrho^2 + \dots,
 \end{aligned}$$

womit (13), also auch (14) bewiesen ist.

Botany. — *On the cause of the high acidity in natural waters, especially in brines.* By L. G. M. BAAS BECKING. (From the Botanical Institute, Government University, Leyden, Holland.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

I. On several excursions to salt lakes, solar salt works and volcanic lakes the author noticed high actual acidities. On a trip to Australia and to the Dutch East Indies in 1936 he noticed three remarkable instances of high acidity which, apparently, showed no relation but which proved, after analysis, to possess a common cause.

a. Lake Tyrrell, a salt lake in North-West Victoria, visited April 1936 with Dr. J. REUTER, Mr. CHAS. A. BARRETT and Mr. A. D. HARDY. Shallow, salt-saturated pools of this lake showed an acidity of around $\text{pH} = 3.00$ which was checked in the laboratory electrometrically as $\text{pH} = 2.98$.

b. Kawah Tjiwedéh, a hot volcanic lake in Central Java, visited May 1936 with Mr. H. JAPING of the Forestry Service and Dr. J. REUTER. A $\text{pH} = 2.10$ could be determined electrometrically.

c. The solar evaporation of seawater on the Island of Madura at Gersik Putih visited June 1936 with Dr. J. REUTER. In the denser brines of the shallow evaporation-pans a $\text{pH} < 5.0$ could be observed.

II. High acidities have been repeatedly recorded in the literature, a survey of which may be found in an article of WALDEMAR OHLE (20). It appears that, in certain instances, even a negative pH occurs in natural waters. (Oral communication by G. W. HARMSSEN.)

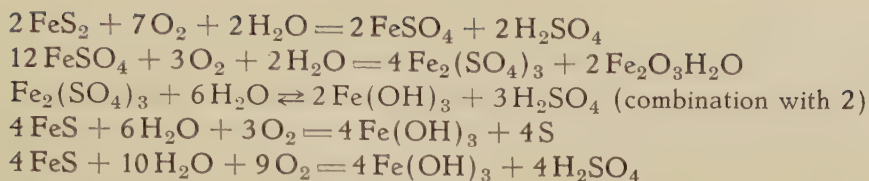
As to the cause of these acidities the authors do not agree — it may be useful to enumerate the factors that contribute to the acidity of natural waters.

The acidity is due to geochemical factors.

1. The acid is contributed directly by the mineral environment. Examples: volcanic lakes (HCl , H_2SO_4 : RUTTEN (25), JUNGHUHN (17), WOLTERECK (39), CLARKE (9)).

2. The acid is formed by hydrolysis of salts of heavy metal. Alum lakes in Western Australia (SIMPSON, 27). Hydrolysis of FeSO_4 or $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ (OHLE (20), SKADOVSKY (28)).

3. The acid is formed by oxidation (weathering) of sulphides, such as pyrite (FeS_2 regular), marcassite (FeS_2 rhombic), troilite (FeS) or hydro-troilite (FeS , $n \text{ H}_2\text{O}$, colloidal) according to:



(VIRCHOW 34, SCHÄPERCLAUS 26, HÖGBOM 13, JEWELL 16, UÉNO 33).

The acidity is due to biological factors.

4. The acidity is due to carbon dioxide. This has been claimed by HÖLL (14) for the high acidity of peat-bog-water. The conclusions of this author were probably based on data obtained by means of an unsuitable titration-method (BAAS BECKING and NICOLAI (4)).

5. Humic acids contribute to the acidity of bog waters (ODÉN (19), WEHRLE (36)).

6. The cell walls of plants excrete acids (claimed for bog water by PAUL (21)). This hypothesis has in recent years lost much of its attractiveness.

7. The acids liberated in the bacterial decomposition of (e.g.) cellulose.

8. Base-exchange on cell walls or protoplasm is the cause of the high acidity of bog water which is poor in electrolyte and may contribute to the high acidity of the cell sap of plant cells submerged in any type of aqueous milieu (BAUMANN und GULLY (5), SKENE (29), STELMACH (30), BAAS BECKING and NICOLAI (4), WIRTH and RIGG (38), THOMPSON, LORAH and RIGG (31), WILLIAMS and THOMPSON (37)). This factor seems well established and may account quantitatively for the acidity of many waters.

9. Bacterial oxidation of sulphides, whether pyrite, marcassite or troilite. This process would be indistinguishable, on first sight, from the geochemical oxidation (HARMSSEN 11, WAKSMAN 35).

III. Further description of the waters examined.

1. *Lake Tyrrell.* After Lake Corangamite, the largest lake in Victoria. It occupies an area of ± 66 sq. miles and is situated $\pm 142^\circ 50' \text{E } 35^\circ 10' \text{S}$. During the rainy season it is fed from the South by Tyrrell creek which is an offshoot of the Avoca river, the source of which is on the N-slopes of the Dividing Ranges.

The Victoria State Water Supply Commission, through the kindness of Mr. A. D. HARDY put at the disposal of the author a number of borings made in the neighbourhood of the lake which show 50—100 ft of clay which rests either on red sandstone or on a black carboniferous clay, often containing lignite. This clay continues to a depth of sometimes 600—800 ft. At the time of our visit (11—IV—'36) salt had been harvested on the lake — the scraped floor glistened with brine and curious, scroll-shaped efflorescences of NaCl, about an inch high. The crust rested on top of a sand without FeS, but strongly smelling of H_2S ; bright yellow patches

occurred in the soil which became orange on exposure to the air. With the universal indicator a pH of < 3 could be determined while the index of refraction pointed to a $\pm 22\%$ solution. On microscopic examination the following living organisms were met; 1. The cosmopolitan salt-diatom *Amphora coffaeiformis* Ag, 2. The cosmopolitan salt flagellate *Dunaliella* spec.; 3. Bacterial zoogloea; 4. A unclassifiable ciliate. At a greater depth (± 1 foot) true black mud ($\text{FeS } n\text{H}_2\text{O}$) occurred. From the brine-soaked soil samples we could isolate *fly larvae* and *nematodes*. From the brine samples which we collected in sterile vessels we isolated at Leyden aerobic sulphur bacteria, sulphate reducers and anaerobic cellulose fermenting bacteria. Analyses of this brine were carried out at the Laboratory of Inorganic Chemistry at Leyden and by Mr. H. BOOY at the Botanical Laboratory. The results are given in Table I.

TABLE I.

	Percent		Normality		Total normality (average)
	Sample 1	Sample 2	Sample 1	Sample 2	
Na ⁺	7.93	7.88	3.45	3.43	kations 4.245
K ⁺	0.10		0.03		
Mg ⁺⁺	0.93	0.94	0.77	0.78	
Fe ⁺⁺	0.004		0.002		
SO ₄ ⁼	2.14	2.27	0.43	0.47	anions 4.315
Cl ⁻	13.76	13.65	3.88	3.85	

The difference between the kation and anion equivalents equals 0.070 aeq. of which only 0.001 is H⁺ (pH = 2.98). Mr. BOOY found in this brine not more than 0.002 aeq. Ca⁺⁺, but as considerable difficulty was experienced by him in the calcium determination in these concentrated brines it may very well be that the amount is much too low. The colorimetric iron determination checked very well with both a colorimetric and an electrometric titration curve of Mr. BOOY, in which the "bufferplateau" between pH = 4 and pH = 5 required about 2 milli-aquivalents of base.

Aluminium could not be detected. The cause of the high acidity remained obscure until we obtained further experience from the Madura-brines (see below).

2. *The volcanic lake Kawah Tjiwedéh* proved to contain enough sulphuric acid to cause the low pH. As the acid waters issue from the soil at temperatures of over 90°C. this is apparently an example of non-bacterial origin of this acid.

A. Description.

3. *Salterns at Gersik Putih, Madura.* With the collaboration of Dr. J. REUTER and several gentlemen from the "Government Salt Regie" *) we were also able to gather a large number of data in a week's work.

The Government Salt Lands at Gersik Putih consist of ninety units (= salt pans) each about 3.5 Hectare (± 9.6 acres) in area. Two large sloughs ("voorboezem" and "binnenboezem") furnish the contact with the ocean waters. One sixth of the area of one pan is destined for the crystal-lizer-tables, the other five-sixths are divided into a series of reservoirs. The concentration process is only feasible in the dry East Monsoon, during the West Monsoon the pans are flooded with sea water. At the end of the West Monsoon this water is drained off and tables and reservoirs are cleaned and rolled. From the second slough water is let in and as soon as the water on the table reaches a concentration of $4-5^{\circ}$ Bé the water is drained to the fifth reservoir and the table floor is dried and rolled again. This drying often causes cracks in the bottom which do not occur when stronger brine is applied. The table is drained again when the concentration mounts to $16-18^{\circ}$ Bé. As soon as the concentration increases to 25° Bé, initiating the precipitation of the first NaCl, the table is drained and rolled for the last time before the inlet of the concentrated brine out of which salt is made. The conditions for this "inlet" are reached about on the 25th day of the campaign. A stationary state is then maintained for several weeks in which the following depths of the brine and concentrations are maintained on the pans.

TABLE II.

Reservoir	Comparative Area ($v = \text{unity}$)	Depth of liquid in cm	Concentr. in $^{\circ}$ Bé
I	7.5	4 — 30	4.5 — 6
II	4.7	4 — 6	9
III	2.6	4	14
IV	1.6	4	16
V	1.0	4	23
Table	3.5	4	23 — dry

At the native salt lands of Sūmenep the interval between the beginning of the campaign and the inlet is much greater, about 45 days. At these lands

*) The author's thanks are due to Mr. P. H. JORDAAN C.E., Mr. F. E. VAN HAEFTEN, Chem.E., Mr. N. G. W. WINIA and Mr. H. S. STELTER not only for energetic and efficient assistance but also for many valuable suggestions.

the reservoirs are not cleaned as scrupulously as at the Government Lands, so that the conditions for the development of various organisms are better at Sūmenep.

B. O r g a n i s m s.

At Gersik Putih, however, a mass of organisms occurred both in the reservoirs and on the tables, apparently developing in a very short time.

The most conspicuous of these organisms are:

1. *Ruppia maritima* L. var. *a rostellata* KOCH occurring in brines up to 6° Bé. This cosmopolitan form was also found by the author in South Australian salt lakes and marine salterns; moreover in marine salterns at Dadar, near Bombay and at Setubal, Portugal. Its upper limit of growth seems to be situated at $\pm 9^{\circ}$ Bé (see WOOD and BAAS BECKING (40)).

2. *Microcoleus chthonoplastes* Thur. This cosmopolitan bluegreen alga forms linoleum-like mats in salt lakes all over the world. To the mediterranean "briners" this mass is known as "feutre dol" and is used in some instances, as a groundcover of the salt pans to ensure a clean harvest. CAVARA (8) and also Miss HOF (12) have shown that the alga is halotolerant.

3. *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* and *Cladophora* were numerous in the first reservoirs. These reservoirs may be used as fish ponds to advantage, for the fish live on the bluegreen algal mat (called by the Fisheries Inspector "short" algae, in contradistinction to the "long" algae, which float and are the chlorophyceous forms mentioned above). The "long" algae are removed for they are a veritable incubator for mosquito-larvae, which larvae hide in the algal mass and so cannot be reached by a very efficient Javanese mosquito fish, *Haplochilus panchax*, which is also halotolerant.

4. The other, more typical "salt" organisms of the Gersik Putih salt lands will be described at another place, suffice it to say that many of them could only be found in pits on the abandoned salt land "Nembakor-West", where the brine had remained undisturbed for over a year showing that, owing to the "haste" of the salt campaign, their usual incubation time could not be exceeded normally. (The same phenomenon was observed near Bombay, where the typical halophilic flora and fauna only occurred in discard pits and byways containing stagnant water).

The *Ruppia*, mentioned above, is almost quantitatively taken out of the reservoirs. The removal of green- and bluegreen algae is never so successful.

5. Up to the highest concentration we either observed or deduced the presence of several groups of bacteria, which observations and deductions were further verified in the laboratory.

- a. purple sulphur bacteria
- b. sulphate reducing bacteria
- c. aerobic sulphur bacteria

- d. iron bacteria
- e. anaerobic cellulose-bacteria.

a. The purple sulphur bacteria occurred in brines, independent of concentration, in which the pH was higher than 8.2, in agreement with the beautiful work of VAN NIEL (18).

b. The sulphate reducers seemed omnipresent, a tough, elastic black mud occurring everywhere a few millimeters under the surface of the reservoirs and tables. Only after previous drying and cleaning the black layer was covered with colloidal $\text{Fe}(\text{OH})_3$.

c. The aerobic sulphur bacteria occurred in a thin, grayish skin at the surface of the reservoirs and tables, especially after aeration and cleaning.

d. The iron bacteria showed after aeration in the colloidal $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Especially the genus *Gallionella* was found repeatedly even in solutions as high as 19° Bé at temperatures of 34° C. (contrary to the expectations of CHOLODNY (9), BUTKEWITCH (7) and PERFILIEV (23) see also HARMSSEN (11)).

e. Anaerobic cellulose fermentation was demonstrated in the laboratory to be exceedingly active.

In a few months large quantities of filter paper were almost completely dissolved.

The author shall have occasion to treat the above mentioned groups of bacteria and their mutual relation later in this paper.

C. Field determination.

The following meteorological and chemical data were gathered;

1. Intensity of visible radiation during the day.
2. Absorption of visible radiation by various brines.

These determinations were carried out by means of an especially designed instrument, which will be described in another publication.

3. Evaporation on a black and on a white surface, by means of simple evaporating trays, which will be also described elsewhere.

4. Air- and brine-temperatures as a function of density of the brine and time of the day.

5. Hydrogen-ion concentration, colorimetrically, by means of a "La Motte" comparator. We also made use occasionally of the "Universal-Indikator" to determine the range.

6. Specific gravity was determined by means of areometers of different make.

7. Refractive index was determined by means of a "Tomatenrefraktometer" of Zeiss. This handy little instrument only requires a drop of solution for a determination and gives, after recalibration and correction for temperature, quite accurate results.

8. Chemical determinations were carried out in an improvised "laboratory" constructed near the salt pans and also at the chemical laboratory

of the Salt Regie at Sūmenep. These determinations comprised chloride, sulphate, total titratable base and hydrogen sulphide.

As the increase in concentration in the subsequent reservoirs and tables gave us, in one morning, an almost continuous series of observations, a solar salt work presents almost ideal conditions for hydrobiological work.

Instead of recording all the data collected the author shall confine himself to a graphical illustration of a few particular instances.

Figure 1 gives the Temperature, pH, Excess Base (in aequivalents) and Per cent Transmission for visible radiation of 5 cm brine of June 7th, 1936,

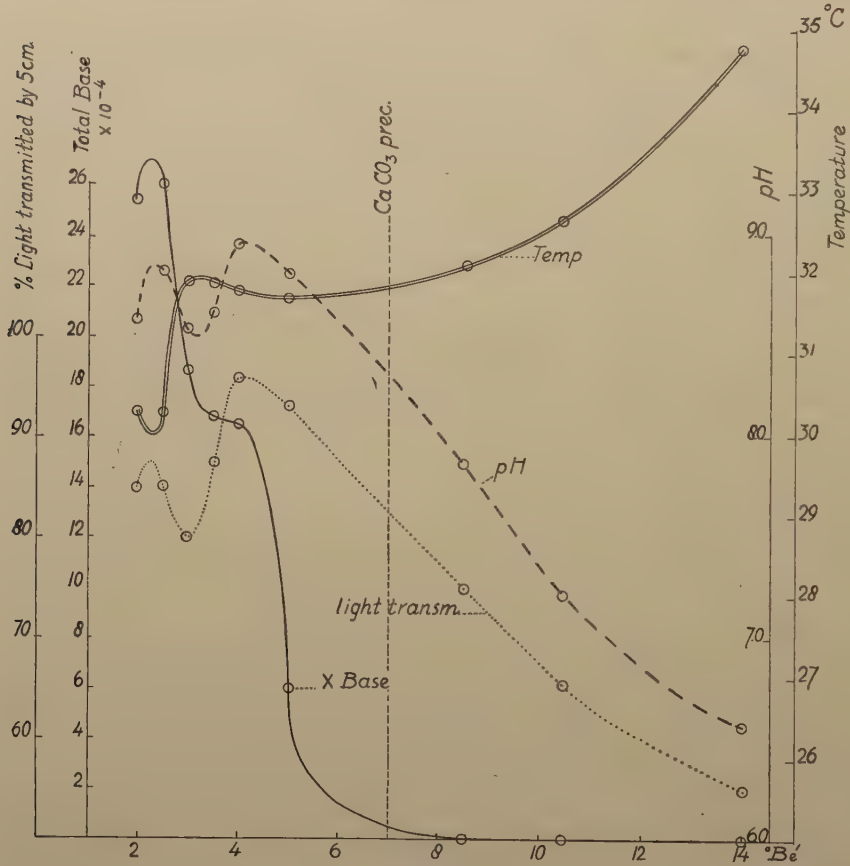


Fig. 1.

11—12 a.m. The abscissa gives the density of the 5 reservoirs and 3 pans in degrees Baumé.

1. Excess base, which is a good index for the amount of CaCO_3 in solution. Determined by titration with approx. 0.01N HCl with methyl red indicator.

The lime has almost quantitatively disappeared from the water at 8° Bé. USIGLIO (32) found in experimental evaporation of seawater the CaCO_3 precipitating at s.g. 1.050, corresponding to 7° Bé. Apparently, in our case,

the precipitation occurs at lower densities. We found, however, that, in other instances the deposition of lime was much retarded. Roughly speaking it depends upon the amount of algae present in the water, as in the recently cleaned reservoirs the lime was often "overdue".

The algae, by using the bicarbonate in their photosynthesis, according to $2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{CO}_3^{2-}$ will increase the carbonate concentration so that the solubility product of the carbonate may be reached. This goes parallel with an increase in alkalinity (see pH, fig. 1). Whether, like AHRENS (1, 2) claims for higher plants, the algae are also able to excrete $\text{Ca}(\text{OH})_2$ seems probable after the work of HUBERT.

2. Light transmission and

3. pH show much the same picture. On the places of steepest decline in the excess base, both pH and light transmission decrease rapidly while on the places where the excess-base changes but slowly, both light transmission and pH increase. It may be that the small particles of CaCO_3 cause a slight cloudiness in the water prior to sedimentation.

4. In the more turbid solutions the temperature increases rapidly. Superimposed upon this effect is the increase of temperature with concentration, caused by the decreasing evaporation-capacity and by the decrease in specific heat. The picture given in figure 1 is specific for the pan studied as all salt pans show individual differences. This first stage in salt-making, called the "condensor" or "pickle-pond" stage depends therefore upon the photosynthetic activity of green organisms. In certain reservoirs the pH increases to 9.4.

We may say that, at a concentration of approximately 10° Bé the water is free from lime, and practically free from buffer. Small amounts of acids and bases may now change its actual acidity. It now concentrates until, at 16 — 18° Bé, gypsum will precipitate (USIGLIO 32).

$\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{aq}$ easily forms colloidal solutions which are, in salt works in temperate regions, clarified by the action of a phyllopod crustacean *Artemia salina* L. (RACKETT 24, PAYEN et AUDOUIN 22, BAAS BECKING 3). This "brine-shrimp", however, does not occur at Madura. Dr. J. REUTER and the author found it at Bombay, and it is reported from St. Martin just inside the tropics! It might be feared therefore that the colloidal gypsum solution would be passed into the crystallizing tables and so contaminate the salt. In fact, several samples of tropical seasalts show high percentages of sulphate. It was found, however, that the absence of *Artemia* does not mean that no pure NaCl may be produced, as other samples were practically free from sulphate. Apparently there must be another cause for this variability.

In 1929, Mr. W. GALLAGHER, Dr. D. STRAUP-COPE and the author investigated a highly alkaline lake near Marina, California at various stages of concentration. This lake is practically free from calcium and magnesium. The sulphate content of the brines proved to be exceedingly erratic, as Table III shows.

TABLE III

Cl ⁻		SO ₄ ⁼	
gm/1000	mol/1000	gm/1000	mol/1000
4.80	0.138	0.149	0.0015
20.90	0.589	0.428	0.0044
26.70	0.746	0.183	0.0019
35.35	0.996	0.624	0.0064
158.20	4.460	1.393	0.0142
135.70	3.820	6.255	0.0638

Since the work of BEIJERINCK (6) we know that sulphate may be reduced anaerobically to sulphide by bacteria and that the opposite reaction (oxidation of sulphide to sulphate) is equally "biological".

In highly buffered waters both reduction (which would tend to decrease the acidity) and oxidation (which often increases the acidity) will have very little effect upon the pH (which, in the case of the lake near Marina, proved to be > 10.0). But if the water is poorly buffered, as is the case in the marine brines of a density higher than 8° Bé, the acidity will rapidly increase with the oxidation of sulphide.

For an efficient salt-making process the reduction of the sulphate — which shows itself just below the surface as black sulphide mud — should be furthered as the experience in the "Marina" lakes has shown that sulphate may be almost quantitatively reduced!

If, however, the pan-surface is scraped and aerated, the sulphide will rapidly oxidize according to the equation given earlier in this paper.

If a sterile seawater (Cl⁻ 0.508 mol., SO₄⁼ 0.0262 mol.) is evaporated the chloride and sulphate concentration should increase proportionally until CaSO₄·2 aq precipitates and the relation between the [Cl⁻] and [SO₄⁼] may be represented by a straight line.

Figure 2 shows the actual conditions in the salt pan investigated. Here the straight line represents the theoretical increase of sulphate with chloride in a "sterile" water, the points observed are all *above* this line, which line divides the graph into an area of sulphate reduction and an area of sulphide oxidation. As the sulphates are always too high, sulphide oxidation seems to predominate which shows itself

a. in the progressive decrease in pH (at 20° Bé $>$ pH 5.0!) which tends to

b. dissolve the ferrous salts, causing a decreased transmissivity to radiation (cf. figure 1).

There is no doubt that the repeated cleaning of reservoirs and tables

contributes to excessive aeration which disturbs the sulphate reduction and furthers sulphide oxidation.

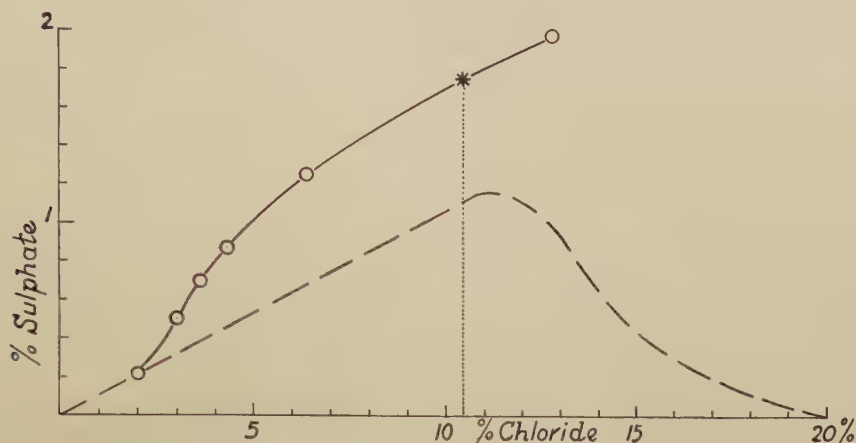


Fig. 2.

One of the tables was watched from 6—9, VII, 1937 in which time the concentration increased from 13—26° Bé with a parallel drop in pH, which actually reached a value of < 5.0 in one instance, so that not only the ferrous- but also the ferric-iron became soluble *). A sample of red salt from Hawaii, in the collection of the Botanical Laboratory at Leyden, may have originated in this way, as the soluble iron salts pass, with the mother liquor, into the crystallizing tables.

At the Saltworks of Alagamento do Horto near Setubal, Portugal which the author visited September 1936 no high acidities were observed. The salt from these ancient gardens is very pure and as the pans are almost never cleaned there is no chance for sulphide oxidation to take place.

The "redwater" is known to the salt makers of Madura, and they often speak of a "sick" pan. In most of these "sick" pans, where acidification could be shown to have taken place the sulphate reduction immediately under the surface presented an abnormal aspect. Instead of an even blackish-grey layer the profiles showed inky-black spots around partly decomposed twigs and leaves of the mangrove (api-api) which occupied the marsh previous to the construction of the salterns.

It is probable that this excessive sulphate reduction occurs at places where anaerobic cellulose-fermentation has prepared the milieu for the sulphate reducers, as laboratory experiments showed. For if we fill a stoppered bottle with (inorganic) OMELIANSKY medium + MOHR's salt, and add a strip of filter paper as a source of carbon, even in 15—20 % NaCl (after infection with mud from a saltern) rapid and almost complete cellulose-

*) In this table the H_2S concentration amounted only to 3×10^{-5} N., while in the same pan one reservoir at 8° Bé contained 30×10^{-5} N., another at 4.5° Bé; 53×10^{-5} N. H_2S .

desintegration sets in, followed by a marked sulphate reduction, as shown by the formation of hydrotroilite. Aeration of this culture will give rise to both aerobic thio-bacteria and to iron-bacteria.

It may be that during the cellulose fermentation organic acids and their salts are liberated, which compounds serve as a carbon source for the sulphate reducers.

Discussion.

OHLE (17) states: "dasz die in der Natur gefundenen besonders niedrigen pH Werte ($\text{pH} < 5$) stets von Schwefelsäure oder hydrolytisch dissoziierten Sulfaten abhängig sind". This statement seems extreme — especially in view of the cases where acidity originates by base-exchange. Still sulphuric acid appears as a very common cause of extreme acidity of natural waters.

In the three cases mentioned in this paper the acidity of the water of Kawah Tjiwedéh is apparently caused by volcanic sulphuric acid while the acidity of the salterns at Madura are caused by the, probably bacterial, oxidation of sulphides. Remains the case of Lake Tyrrell. According to the analysis, very little calcium was present, the original brine must have been very weakly buffered. A week or so before our visit the salt was harvested by scraping and the underlying sulphide was aerated. It seems reasonable that also in this case this process is bacterial in origin. It may be that in this case, like in the claypit investigated by OHLE, (the waters of which showed an acidity $\text{pH} = 3.5$) sulphide minerals present in the clay and other than the bacterial hydrotroilite contributed to the formation of the acid. OHLE, however, and most other authors do not mention the bacterial activity concomitant with the sulphide oxidation which, to them, seems a purely geochemical reaction.

It seems to me very likely that these oxidations are, at least partly, caused by biological processes.

It appears that the solar process of salt manufacture is a biological process. Both the disappearance of the calcium carbonate and the gypsum show themselves as influenced by the activity of living organisms.

LITERATURE.

1. AHRENS, K., Physiologisch polarisierter Massenaustausch und Photosynthese bei submersen Wasserpflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.*, **83**, 513 (1936).
2. ———, Photosynthese von Wasserpflanzen in K-bicarbonatlösungen. *Ibid.*, **83**, 561 (1936).
3. BAAS BECKING, L. G. M., Historical notes on salt and saltmanufacture. *Scient. Monthly*, **32**, 434 (1931).
4. ——— and E. NICOLAI, On the Ecology of a Sphagnum bog. *Blumea*, **1**, 10 (1934).
5. BAUMANN, A. und E. GULLY, Die freien Humussäuren des Hochmoores. *Mitt. Kgl. Bay. Moorkult.*, **4** (1910).
6. BEYERINCK, M. W., Ueber *Spirillum desulfuricans*. *Centbl. f. Bakt.*, **11**, 1, 49, 104 (1895).

7. BUTKEWITSCH, W. S., Ber. d. wiss. Meeresinst., **3** (1928). (Russian, German summary).
8. CAVARA, F., Resistenza fisiologica del „Microcoleus chthonoplastes Thur.” a soluzione anisitoniche. Nuov. Giorn. Bot. Ital., **9**, 59 (1902).
9. CHOLODNY, N., Die Eisenbakterien. Pflanzenforschung, **4** (1926).
- 10*. CLARKE, F. W., The data of geochemistry. 3d Ed. Washington (1916).
11. HARMSSEN, G. W., Biologische ijzeromzettingen in den bodem. Chem. Weekbl., **35**, 495 (1938).
12. HOF, T. and P. FRÉMY, On Myxophyceae living in strong brines. Rec. Trav. bot. néerl., **30**, 140 (1932).
13. HÖGBOM, A. G., Vitriolbildung in der Natur. Der Fischerbote, **13**, 547, 594 (1921).
14. HÖLL, C., Oekologie der Peridineen. Jena (1928).
15. HUBERT, B., Incrustations calcaires. Biol. Jaarb. Dodonaea, **4**, 266 (1937).
16. JEWELL, M. E., The fauna of an acid stream. Ecology, **3**, 22 (1922).
17. JUNGHUHN, FR., Java., **2**, 52 (1854). Leipsic.
- 18*. NIEL, C. B. VAN, On the morphology and the Physiology of the purple and green sulphur bacteria. Arch. f. Mikrobiol., **3**, 1 (1931).
19. ODÉN, SV., Zur Frage der Azidität der Zellmembran. Ber. d. Bot. Ges., **34**, 648 (1926).
- 20*. OHLE, W., Der Schwefelsäure Tonteich bei Reinbek. Arch. f. Hydrobiol., **30**, 604 (1936).
21. PAUL, H., Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna. Mitt. Kgl. Bayr. Moorkult., **2**, 219 (1908).
22. PAYEN, A. et AUDOUIN, Ann. Sc. Nat., **6**, 219 (1936).
23. PERVILIEV, B. V., Journ. Microsc. Leningrad, **1**, 179, 204 (1927).
24. RACKETT, TH., Trans. Linn. Soc., **11**, 205 (1815).
25. RUTTEN, L. M. R., Science in the Netherlands East Indies. I.C.O. Committee (1928).
26. SCHAEPERCLAUS, W., Karpfenerkrankungen durch saures Wasser. Zs. Fischerei, **24**, 493 (1926).
27. SIMPSON, E. S., Problems of water supply in Western Australia. Rep. Ass. Arts and Sc. W.-Austr. (1935).
28. SKADOVSKY, cited from O. HARNISCH, Die Biologie der Moore. Stuttgart (1929).
29. SKENE, M., The acidity of Sphagnum. Ann. Bot., **29**, 65 (1915).
30. STELMACH, M., Die Regulation der Substratacidität. Bull. Ac. Pol. Sc. et Lettr., **315** (1926).
31. THOMPSON, T. G., J. R. LORAH and G. B. RIGG, The acidity of the waters of some Puget Sound bogs. Journ. Am. Chem. Soc., **49**, 298 (1927).
32. USIGLIO, J., Analyse de l'eau de la Méditerranée sur les côtes de France. Ann. Chim. Phys., **27**, 92 (1849).
33. UÉNO, M., Ecological reconnaissance of the streams of Southern Kyushu. Ann. Zool. Jap., **14**, 221 (1933).
34. VIRCHOW, Das Kehdinger Moor. Landw. Jahrb., **12** (1883).
- 35*. WAKSMAN, S. E., Principles of soil microbiology. 2nd Ed. Baltimore (1932).
36. WEHRLE, E., Studien über Wasserstoffionenkonzentrations Verhältnisse Zs. f. Botanik, **19**, 209 (1927).
37. WILLIAMS, K. T. and T. G. THOMSON, Experiments on the effect of Sphagnum on the pH of salt solutions. Int. Rev. Hydrobiol., **33**, 271 (1936).
38. WIRTH, H. E. and G. B. RIGG, The acidity of the juice of Desmarestia. Am. J. Bot., **24**, 68 (1937).
39. WOLTERECK, R., Forschungsreise nach Amerika und Ostasien. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., **52**, 421 (1933).
40. WOOD, J. G. and L. G. M. BAAS BECKING, Notes on the convergence and identity in relation to environment. Blumea, **2**, 329 (1937).

*) The papers marked with an asterisk contain extensive literature-surveys.

Acoustics. — *The perception of subjective tones.* By J. F. SCHOUTEN.
(Natuurkundig Laboratorium der N.V. Philips' Gloeilampen fabrieken, Eindhoven, Holland.) (Communicated by Prof. G. HOLST.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

It is a well-known fact that the ear sometimes perceives tones which do not correspond with any of the Fourier-components of the objective sound. Of these "subjective" tones the difference tones and the summation tones are the best perceptible. When a pure tone of increasing intensity is presented to the ear, the tone quality gradually changes from a pure one into a harsh or rough one. This change of quality is generally ascribed to a generation of higher harmonics in the ear, which is most probably due to non-linear distortion in either the middle or the inner ear.

The existence of these subjective ¹⁾ harmonics was demonstrated independently by FLETCHER ²⁾ and by VON BÉKÉSY ³⁾ with the aid of the method of beats. If a tone of say 200 cycles of high intensity is sounded together with an "exploring" tone of 406 cycles of low intensity, the ear perceives 6 beats per second. These beats are interpreted as an interference between the objective tone of 406 cycles and the subjective tone of 400 cycles (the second harmonic) which is generated within the ear.

At a certain intensity of the exploring tone the beats are reported to be most pronounced. This intensity is taken as the intensity of the subjective second harmonic. In the same way the best beat obtained with an exploring tone of 606 cycles gives the intensity of the subjective third harmonic, etc. FLETCHER and VON BÉKÉSY give data of 8 and 5 harmonics resp., obtained by means of this method.

A peculiarity of their results is that the percentaged intensity of the harmonics is almost constant over a wide range of intensities of the fundamental tone. Practically all known non-linear mechanisms, however, produce harmonics, the percentaged intensity of which is strongly dependent upon the intensity of the fundamental tone.

CHAPIN and FIRESTONE ⁴⁾ and TRIMMER and FIRESTONE ⁵⁾ investigated the influence of the phase of an objective harmonic on the tone quality,

¹⁾ We shall, throughout this paper, use the term "objective" when referring to the actual sound pressure and the term "subjective" when referring to the sound heard by the ear.

²⁾ H. FLETCHER, J. Acoust. Soc. Am., **1**, 311—343 (1929).

³⁾ G. VON BÉKÉSY, Ann. Phys., **20**, 809—827 (1934).

⁴⁾ E. K. CHAPIN and F. A. FIRESTONE, J. Acoust. Soc. Am., **5**, 173—180 (1933).

⁵⁾ J. D. TRIMMER and F. A. FIRESTONE, J. Acoust. Soc. Am., **9**, 24—29 (1937).

when added to the fundamental tone. The fundamental tone and its next five harmonics were generated by means of 6 electrostatic inductor alternators. In this way it was possible to add a certain harmonic of known intensity and phase to the fundamental tone.

If the second harmonic is generated in the ear, one might expect that, by addition of an appropriate amount of second harmonic to the objective sound, the tone quality as well as the intensity of the sound perceived would become dependent upon the phase of this objective second harmonic. In one phase (phase *A*) the objective and the subjective harmonic would just counterbalance, in the opposite phase (phase *C*) the two would reinforce one another.

This phase effect was found, according to expectation, at an intensity level of 104 db and about 10 % second harmonic. In phase *A* the addition of the objective harmonic produced a sound perception of smoother tone quality and of less intensity than that produced by the objectively pure tone. In phase *C* the tone obtained a rough or dissonant element and became of greater loudness.

The same authors⁵⁾ severely criticize the use of the method of beats as a quantitative method of measuring the subjective harmonics, especially so because the presentation of the exploring tone might change the amount of harmonics generated in the ear and might give rise to disturbing overtones and combination tones. Below we shall describe a phenomenon which seems to justify this criticism.

Optical arrangement for the production of synthetic sound.

We constructed an optical apparatus for the production of sound of any prescribed waveform. One period of the desired waveform (in this case the fundamental tone) is drawn in polar coordinates on stiff paper in such a way that one period corresponds with forty degrees.

The paper enclosed between the drawn waveform and the circle passing through the largest negative value of the waveform is then cut out. The paper, which can be shoved into a holder H_1 (Figs. 1 and 2), is illuminated homogeneously by a point source of light P . A revolving wheel W containing 9 narrow slits S is placed immediately behind a holder H_1 and is driven by motor M .

By means of a lens L an image of the light source P is formed in the photo-electric cell C . The light transmitted by the slit wheel, which is linearly proportional to the prescribed waveform, is finally transformed into sound by means of the photo-electric cell C , an amplifier and a loud-speaker. A cathode ray oscillograph O permits to visualize the waveform actually obtained. The fundamental frequency is 200 cycles.

Measurements of the intensity level of the fundamental tone and of the higher harmonics were carried out by means of an electrostatically calibrated condenser microphone and a wave analyzer. If a pure sine is cut out, the amount of higher harmonics introduced by faults in the optical

system and by non-linearity in the electrical and the acoustical system is measured to be limited to 1 %.

For studying the phase effect use was made of a second holder H_2

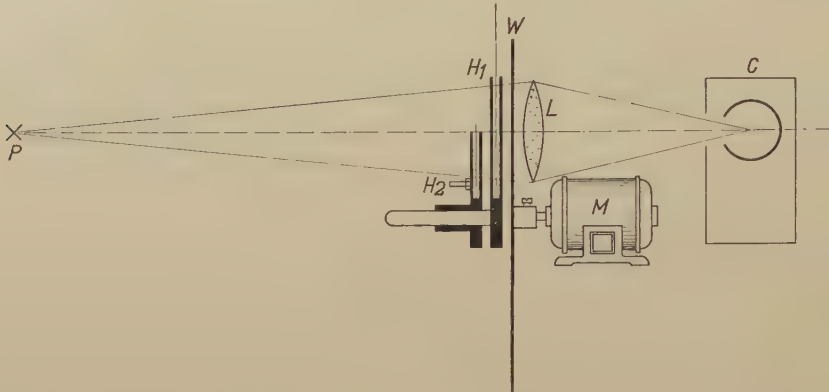


Fig. 2. Sketch of the apparatus used for obtaining synthetic sound. The holders H_1 and H_2 , holding the desired waveform, are illuminated homogeneously by the point source of light P . The light transmitted by the slits of the rotating wheel W is concentrated by means of lens L into the photoelectric cell C .

which could be turned round the axis of symmetry. In this way a harmonic of continuously varying phase could be added to the fundamental tone.

At an intensity level of 105 db and an objective second harmonic of 4—8 %, a very marked phase effect upon the tone quality is heard. At this level the second harmonic can even be heard separately to vanish (phase A) or to reappear. If the phase is adjusted in such a way that the second harmonic is no longer perceptible and the objective second harmonic is then removed, the subjective harmonic can actually be heard to be present in the objectively pure sound. After a few seconds this subjective harmonic seems to blend with the fundamental tone and cannot be heard separately again until after comparison with the sound of phase A .

At higher intensity levels the phase effect on the tone quality still exists, although the second harmonic is no longer separately perceptible. The tone acquires a strongly increasing rough quality.

The phase effect on the intensity confirmed the findings of previous investigators ^{4, 5}).

That indeed in phase A the effect of the objective second harmonic consists in suppressing the subjective harmonic generated in the ear, can be beautifully demonstrated by combining the phase method with the method of beats.

For this purpose a tone of 406 cycles was produced by a second loudspeaker. It should be expected that in phase C , where the subjective harmonic is reinforced, strong beats occur, whereas in phase A , where the subjective second harmonic is suppressed, the beats should vanish. A strong

phase effect for beats was indeed found, which confirmed the above hypothesis.

A disturbing effect, however, was noticed. Although at phase *A* the beats of the second harmonic practically vanish, other beats, which probably can be best described as beats of the fundamental tone, remain audible. These beats have the same frequency as those of the second harmonic. The only explanation presenting itself seems to be that these beats are due to the fundamental tone of 200 cycles and the difference tone of the fundamental and the exploring tone of 206 cycles. This effect confirms the criticism of TRIMMER and FIRESTONE⁵⁾ insofar that one should be very cautious before interpreting beats heard between the tones 200 and 406 as being due to the second harmonic and the exploring tone alone. As neither FLETCHER nor VON BÉKÉSY explicitly mention that the beats heard were beats of the second harmonic and not of any other tone, the possibility remains that this effect affected their measurements, which give values so greatly differing from those obtained by other methods.

In figure 3 values are represented of the percentage second harmonic and the intensity level of the fundamental tone at which the phase effect

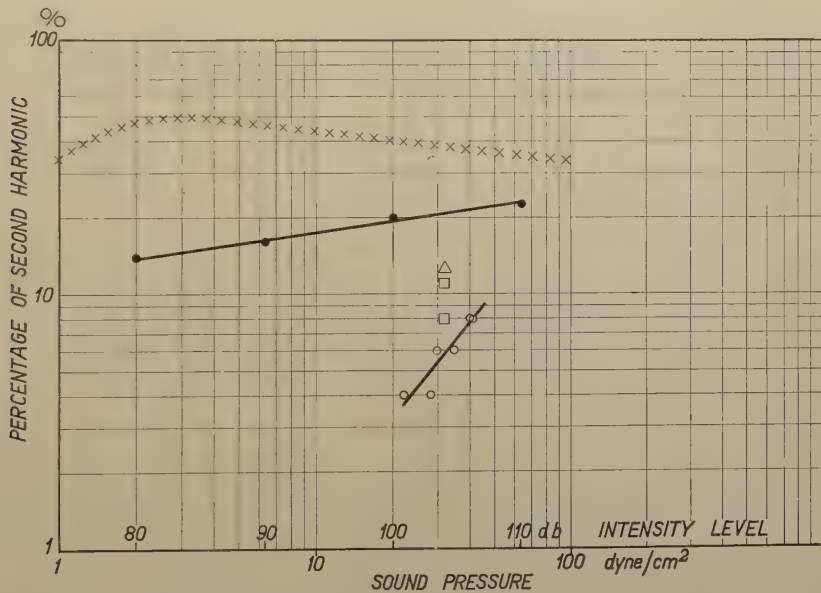


Fig. 3. The percentaged intensity of the second harmonic generated in the ear as a function of the intensity level.

- | | | |
|---------|-----------------------|--|
| ● ● ● ● | FLETCHER | best beat method |
| × × × × | VON BÉKÉSY | best beat method |
| △ △ △ △ | CHAPIN and FIRESTONE | phase method: minimum loudness |
| □ □ □ □ | TRIMMER and FIRESTONE | phase method: minimum loudness and minimum roughness |
| ○ ○ ○ ○ | Our measurements | phase method: minimum roughness and minimum beats |

on tone quality and beats was best pronounced. These values may give a fair impression of the intensity of the subjective second harmonic. For comparison the values obtained by other observers are also given.

Subjective tones and the perception of pitch.

Some sounds exhibit the peculiarity that the fundamental tone is missing or of very low intensity compared to the higher harmonics. As an example we reproduce (Figs. 4 and 5) photographs of the sound spectra obtained from strips of sound film on which the lowest g of the violin and the vowel "a" in "father" are recorded ⁶⁾.

The pitch ascribed to these tones, however, is that of the missing fundamental. Similar results were obtained by FLETCHER ⁸⁾ with sounds from which the lower harmonics were artificially removed.

The customary and attractive hypothesis ⁸⁾ to account for this effect is to assume that the fundamental tone, although not present in the objective sound, is generated as a subjective tone in the ear. Because of the non-linear distortion in the ear this fundamental tone would occur as the difference tone of all adjoining harmonics and would thus be of great strength.

It should be stated that the tacit assumption underlying this hypothesis is that the perception of pitch is determined by the lowest harmonic actually present in the ear.

There is one objection which might be raised beforehand against this hypothesis, namely that even at lowest intensities no one was yet reported to judge the pitch of these tones an octave higher. Subjective tones, however, do not become noticeable until above a certain intensity level.

In order to study this effect, we used the waveform *A* reproduced in figure 6. This waveform can be described as a periodic impulse of finite width (one twentieth of the fundamental period). A periodic true impulse contains all harmonics in equal strength. The periodic impulse of finite width contains the lower harmonics in gradually decreasing strength. The tone quality is very sharp.

By using the procedure described in the above paragraph, the fundamental tone could be exactly cancelled. The intensity of the fundamental in the actual sound field was $\frac{1}{2}$ % of the second harmonic. The waveform is represented in fig. 6, *B*.

After that the same setting was made but now subjectively. It was found that these adjustments are very critical and therefore easy to make. For

⁶⁾ It can be shown ⁷⁾ that the diffraction pattern of variable-width sound film provides a visual Fourier-analysis of the registered sound. This rule only holds true on the horizontal axis of symmetry of the spectrum. The intensity of the lines, is proportional to the square of the amplitudes of the harmonics.

⁷⁾ J. F. SCHOUTEN, *Nature*, **141**, 914 (1938).

⁸⁾ H. FLETCHER, *Phys. Rev.*, **23**, 427—437 (1924).

very slight alterations of the phase or the amplitude of the periodic impulse the fundamental could be heard separately in the sound again.

Contrary to expectation the objective and the subjective settings practically coincided, which means that no subjective fundamental of

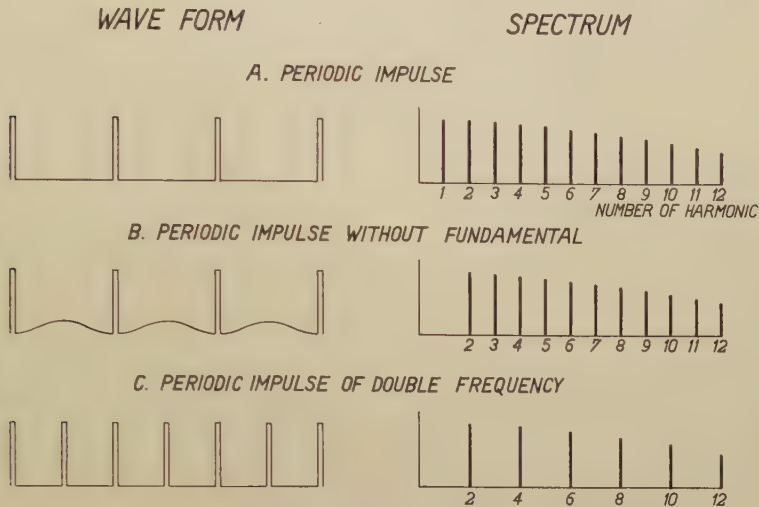


Fig. 6. Various periodic impulses and their Fourier spectra.

Waveform A: periodic impulse of finite width. Frequency 200 cycles. The spectrum contains all harmonics in gradually increasing intensity.

Waveform B: same as A. The fundamental tone is suppressed.

Waveform C: periodic impulse of double frequency (400 cycles).

appreciable intensity is formed in the ear. The amount of the subjective fundamental for pressure amplitudes of the same order as those used in the experiments with a pure tone is certainly less than 3 %.

We shall, however, leave this part of the matter aside for the present and turn to another surprising phenomenon. No matter whether the fundamental is generated in the ear or not, the subjective fundamental can be made to vanish completely. This can be corroborated by means of the method of beats. If an additional tone of 206 periods is presented to the ear, 6 beats per second are distinctly heard at random settings. These beats, however, disappear completely at the setting obtained above. We are, therefore, justified in concluding that indeed no fundamental tone is present in the ear at that setting.

The pitch ascribed to this tone (waveform B), however, is the same as the pitch of the periodic impulse with fundamental tone (waveform A) and is an octave lower than the pitch of a periodic impulse of frequency 400 (waveform C).

It is not without interest to analyse the sound impressions obtained from the three waveforms somewhat further. By concentrating the attention (the difficulty of which has been so adequately formulated by

HELMHOLTZ⁹⁾) on the fundamental, the second and the third harmonic, each of these can be heard separately in waveform *A*. We might say that, as to the actual perception, this sound consists of four entities: a sharp tone of pitch 200 and the pure tones of pitch 200, 400 and 600. The relative prominence of these four entities is so strongly dependent upon the concentration of the attention that it is scarcely an exaggeration to say that one can hear at will a tune built on these four tones.

In the sound with waveform *B* there are three separate entities. The second and third harmonic are still separately recognizable, the rest is a sharp tone of the *same* pitch and almost the same timbre as that of waveform *A*.

The sound impression obtained from waveform *C* was that of a sharp tone of double frequency; we did not succeed in hearing any of the harmonics separately.

Sometimes the difference between waveform *A* and *B* is heard as a jump of an octave, but it should be explicitly stated that this only occurs when the attention is concentrated on the lowest harmonic perceptible in the sound. The sharp tone itself does not change in pitch.

Historically we may distinguish between three stages. In the first stage it was thought that the perception of pitch was determined by the lowest harmonic present in the objective sound. It was then found that tones which either naturally or artificially miss the fundamental tone and even some of the lower harmonics still have a pitch equal to that of the fundamental tone.

In the second stage it was assumed that the fundamental tone, although not present in the objective sound, is generated in the ear as a subjective tone. It is now found that tones which miss the fundamental, even as a subjective tone, still may have the pitch of the fundamental tone.

Therefore the perception of pitch is not determined by the lowest harmonic present in the ear, although the ear is sometimes capable of ascertaining whether the fundamental tone is (subjectively) present in the sound or not.

One might ask now whether there is any sense in this behaviour of the ear. There is scarcely any sense in it, if we look at the Fourier spectrum. Why should the pitch of a pure tone be the tone itself and that of a sharp tone be the frequency difference of its harmonics? There is very much sense in it, if we look at the oscillogram, because, as in figure 6 *B*, although the fundamental tone is missing, the oscillogram is still periodic with the frequency of the fundamental tone.

There must be some way in which the ear, when perceiving pitch, is able to become aware of this fundamental period of the oscillogram.

Eindhoven, 29th November 1938.

⁹⁾ H. V. HELMHOLTZ, *Lehre von den Tonempfindungen*.

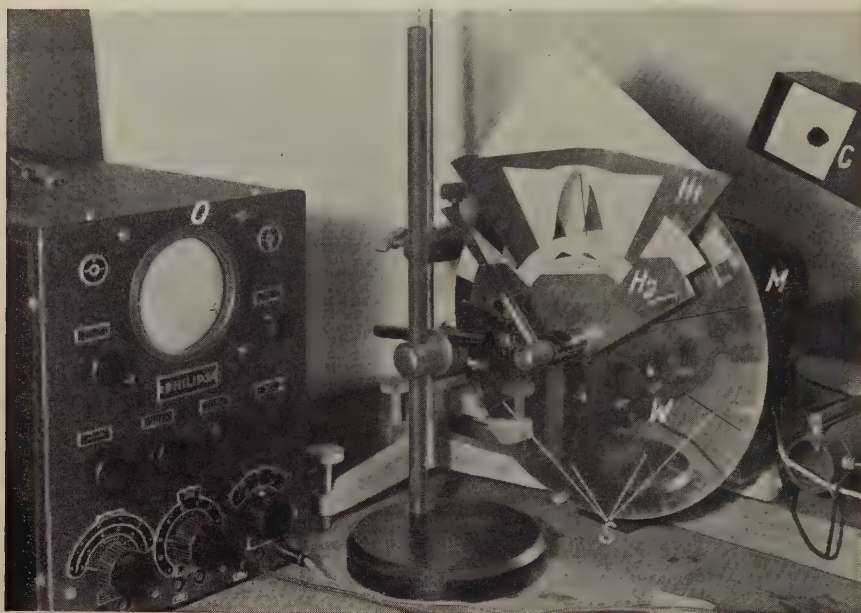


Fig. 1.

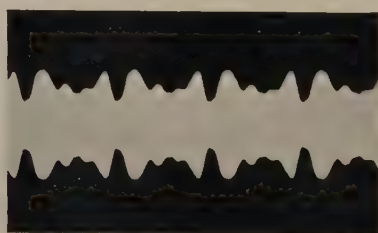
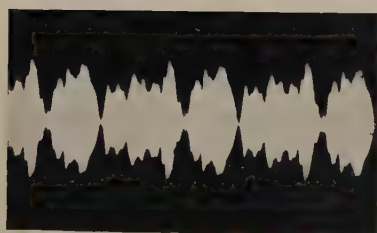


Fig. 4.

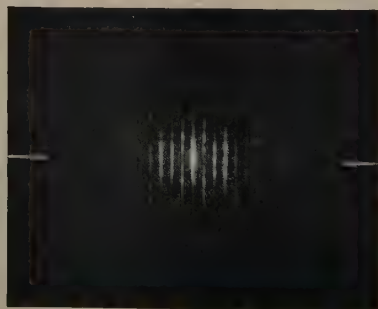


Fig. 5.

LEGENDS TO FIGURES:

Fig. 1. *Photograph of the apparatus used for obtaining sound of any prescribed waveform.* The fundamental tone is cut out in the paper held by holder H_1 , whereas the second harmonic is cut out in the paper held by holder H_2 . The papers are illuminated homogeneously. The light transmitted by the slits S of the rotating wheel W driven by motor M is proportional to the desired waveform. The light is concentrated into the photo-electric cell C . The cathode ray oscillograph O serves to visualize the waveform actually obtained.

Fig. 4. *Above:* tenfold enlargement of a strip of sound film on which the lowest g of the violin is recorded (193 cycles).

Below: photograph of the pattern obtained from this strip by diffraction of light. The intensity of the lines on the horizontal axis of symmetry provides a visual Fourier analysis of the sound recorded on the film. Note the very low intensity of the fundamental tone.

Fig. 5. *Above:* tenfold enlargement of a strip of sound film on which the vowel "a" in "father" is recorded (290 cycles).

Below: photograph of the diffraction pattern obtained from this strip. Note the very low intensity of the fundamental tone.

Physics. — *The value of $G^2|M|^2$ in the theory of the β -spectra.* By E. F. M. VAN DER HELD. (Communication from the Physical Laboratory of the University of Utrecht.) (Communicated by Prof. L. S. ORNSTEIN.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

In a letter to the editor in *Physica* 5, 430 (1938) the writer has showed, that the best experimental β -spectra, which are available, could be represented by a linear combination of the solutions, given by FERMI and by KONOPINSKI-UHLENBECK. The ratio C is proportional to the atomic weight (A).

Now we suppose, that this holds for all nuclei, electron- and positron-emitters. So we have calculated a hundred values of $G^2|M|^2$, the constant of FERMI. We expect, that the experimental data ($\log \{G^2|M|^2\}$ plotted as a function of Z) should spread about some SARGENT-curves. In fact they have the tendency to lie on curves. But these curves do not have the SARGENT-property.

So it will be necessary to complete the present theory to interpret the experimental data.

The simplest assumption is, that the present theory is exact, if the nucleus can only be in one defined state before the emission of the β -particle. If there are some other states with the same energy, in which the nucleus cannot radiate — e.g. the neutrons with the same spin (quantity $= n$) permanently exchange the energy-quantum, but only one of these neutrons can radiate the moment it gets the quantum — so the probability of emission will only be $1/n$ of the probability in case there is no mutual exchange of the quantum with other neutrons. A dissipation of the energy over the neutrons and protons on the other hand would give a far to small probability of emission. So the energy-quantum must wander as a whole and the space between the subsequent energy-levels must be the same. Therefore the exchange of energy without emission will be forbidden between a neutron and a proton. If we try to explain all phenomena with the aid of this assumption we must also suppose that the exchange of energy between neutrons or protons with anti-parallel spins is also forbidden. Dividing the experimental value of $G^2|M|^2$ by this probability one expects, $|M|$ being just below the value 1 and G being a constant, to get nearly the same constant for the allowed transitions of all atoms. As long as the probability mentioned above is large, that means there are but few neutrons or protons which can interchange the quantum, some checking is possible by comparison of the results of the calculations. A similar

calculation gives the value of $G^2|M^2|$ for forbidden transitions. Compared with a more allowed transition this value is lowered each time by a factor 11. The tendency to lie on curves can be an aid for the determination of the rate, wherein the transition is forbidden.

In the γ -ray spectra accompanying the β -emission there are indications, that the energy levels for neutrons and also for protons are equally spaced.

An other method to check the equality of the space between the levels is the resonance capture of neutrons and α -particles in the nucleus (see the communication of ORNSTEIN, MILATZ, VAN DER HELD and MAAS in this paper). The space between the levels is larger for low values of Z than for higher values of Z .

For neutrons they can be described by the formula $(1-\varepsilon Z)mc^2$ and for protons by $(1-\varepsilon^2 Z^2)mc^2$ ($\varepsilon \approx 6,4 \times 10^{-3}$).

Per unit of energy difference there are $1 + \varepsilon Z$ more neutrons than protons in good accordance with the ratio of neutrons and protons in the stable nuclei.

We will publish all calculations and data extendedly elsewhere.

Mathematics. — *Integraldarstellungen WHITTAKERScher Funktionen.*
 Von C. S. MEIJER. (Communicated by Prof. J. G. VAN DER CORPUT).

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

§ 1. Die von Herrn J. L. SHARMA ¹⁾ abgeleitete Integralgleichung

$$z^{-1} W_{k,m}(z) = \frac{\Gamma(1-2k)}{\Gamma(\frac{1}{2}+m-k)\Gamma(\frac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}(z+u)} \frac{(z+u)^{2k-1}}{(zu)^k} u^{-1} W_{k,m}(u) du \left. \vphantom{\int_0^\infty} \right\} \quad (1)$$

$$[z \neq 0, |\arg z| < \pi, \Re(\frac{1}{2} \pm m - k) > 0]$$

ist ein Spezialfall der folgenden Relation

$$W_{k,m}(z) = \frac{\Gamma(1-\lambda-k) e^{-\frac{1}{2}z} z^{1-\lambda}}{\Gamma(\frac{1}{2}+m-k)\Gamma(\frac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}u} W_{\lambda,m}(u) (z+u)^{\lambda+k-1} u^{-k-1} du. \quad (2)$$

In dieser Beziehung ist $z \neq 0, |\arg z| < \pi, \Re(\frac{1}{2} \pm m - k) > 0$ und λ beliebig mit $\lambda + k \neq 1, 2, 3, \dots$

In der vorliegenden Arbeit beweise ich nicht nur (2), sondern die allgemeinere Formel ²⁾

$$W_{k,m}(z) = \frac{\Gamma(1+\alpha-\lambda-k) e^{-\frac{1}{2}z} z^k}{\Gamma(\frac{1}{2}+2\alpha+m-k)\Gamma(\frac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}u} W_{\lambda,m+\alpha}(u) \left. \vphantom{\int_0^\infty} \right\} \quad (3)$$

$$\times F(\frac{1}{2}+m-k, 1+\alpha-\lambda-k; \frac{1}{2}+2\alpha+m-k; -u/z) u^{\alpha-k-1} du.$$

Hierin ist

$$z \neq 0, |\arg z| < \frac{3}{2}\pi, \dots \dots \dots (4)$$

$$\text{Max}(-\frac{1}{2}\pi, -\pi + \arg z) < \tau < \text{Min}(\frac{1}{2}\pi, \pi + \arg z) \dots \dots (5)$$

und

$$\Re(\frac{1}{2}-m-k) > 0; \dots \dots \dots (6)$$

α und λ sind beliebige Zahlen mit

$$\Re(\frac{1}{2}+2\alpha+m-k) > 0 \dots \dots \dots (7)$$

und

$$1+\alpha-\lambda-k \neq 0, -1, -2, \dots \dots \dots (8)$$

Nun hat man

$$F(a, b; a; -w) = (1+w)^{-b} \dots \dots \dots (9)$$

¹⁾ SHARMA, [13].

²⁾ $F(a, b; c; z)$ ist die gewöhnliche hypergeometrische Funktion.

Formel (2) ist also der Spezialfall mit $|\arg z| < \pi$ und $\alpha = \tau = 0$ von (3).

Für $\lambda = k$ geht (2) in (1) über. Nimmt man $\lambda = -k$ in (2), so erhält man

$$W_{k,m}(z) = \frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^{k+1}}{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}u} W_{-k,m}(u) \frac{u^{-k-1} du}{z + u}; \quad (10)$$

für $m = \frac{1}{4}$ kommt diese Beziehung schon bei VARMA³⁾ vor. Die Spezialfälle mit $\lambda \pm m = \frac{1}{2}, \frac{3}{2}, \frac{5}{2}, \dots$ von (2) sind auch von GIBB⁴⁾ abgeleitet worden.

§ 2. Der Beweis von (3) ist ganz einfach. Sind a, b und $c \neq 0, -1, -2, \dots$, so gilt nämlich⁵⁾ für $|\arg w| < \pi$

$$F(a, b; c; -w) = \frac{1}{2\pi i} \frac{\Gamma(c)}{\Gamma(a) \Gamma(b)} \int_L \frac{\Gamma(a+s) \Gamma(b+s) \Gamma(-s)}{\Gamma(c+s)} w^s ds; \quad (11)$$

hierin läuft der Integrationsweg L von $-\infty i + \sigma$ nach $\infty i + \sigma$ (σ ist eine beliebige reelle Zahl), und zwar so, dass die Punkte $0, 1, 2, \dots$ auf der rechten, die Punkte $-a, -a-1, -a-2, \dots$ und $-b, -b-1, -b-2, \dots$ aber auf der linken Seite von L liegen.

Ferner hat man⁶⁾, falls $\Re(\frac{1}{2} \pm \mu + \nu) > 0$ und $-\frac{1}{2}\pi < \tau < \frac{1}{2}\pi$ ist,

$$\int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}u} W_{\lambda,\mu}(u) u^{\nu-1} du = \frac{\Gamma(\frac{1}{2} + \mu + \nu) \Gamma(\frac{1}{2} - \mu + \nu)}{\Gamma(1 - \lambda + \nu)} \quad (12)$$

Ich nehme nun an, dass die Bedingungen (4), (5), (6), (7) und (8) erfüllt sind und dass überdies $\frac{1}{2} + m - k \neq 0, -1, -2, \dots$ ist. Die auf der rechten Seite von (3) vorkommende hypergeometrische Funktion F ist dann wegen (11) gleich

$$\frac{1}{2\pi i} \frac{\Gamma(\frac{1}{2} + 2a + m - k)}{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(1 + a - \lambda - k)} \int_L \frac{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k + s) \Gamma(1 + a - \lambda - k + s) \Gamma(-s)}{\Gamma(\frac{1}{2} + 2a + m - k + s)} \left(\frac{u}{z}\right)^s ds; \quad (13)$$

auf Grund von (7) und (6) kann ich hierin den Integrationsweg L derart wählen, dass

$$\Re(\frac{1}{2} + 2a + m - k + s) > 0 \text{ und } \Re(\frac{1}{2} - m - k + s) > 0. \quad (14)$$

ist für alle Punkte s von L .

³⁾ VARMA, [14], 36, Formel (5). Ist $m = \frac{1}{4}$, so kann die Funktion $W_{k,m}(z)$ mit Hilfe von $W_{k,\frac{1}{4}}(z) = 2^{-k+\frac{1}{4}} z^{\frac{1}{4}} D_{2k-\frac{1}{2}}(\sqrt{2z})$ in die parabolische Zylinderfunktion $D_n(z)$ ausgedrückt werden.

⁴⁾ GIBB, [5]. Für $\lambda \pm m = \frac{1}{2}, \frac{3}{2}, \frac{5}{2}, \dots$ ist $W_{\lambda,m}(u)$ eine elementare Funktion.

⁵⁾ BARNES, [2], 146.

⁶⁾ GOLDSTEIN, [6], 114.

Setzt man nun in (3) für F das Integral (13) ein, so geht die rechte Seite, wenn man die Integrationsfolge vertauscht⁷⁾ und ausserdem Beziehung (12) (mit $\mu = m + a$ und $\nu = a - k + s$) benutzt⁸⁾, über in

$$\frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^k}{2\pi i} \int_L \frac{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k + s) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k + s) \Gamma(-s)}{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} z^{-s} ds \quad (15)$$

und dieser Ausdruck ist eine bekannte Integraldarstellung⁹⁾ der Funktion $W_{k,m}(z)$.

Hiermit ist (3) bewiesen¹⁰⁾.

§ 3. Neben der in § 1 schon betrachteten Relation (2) werde ich noch die folgenden Spezialfälle von (3) näher untersuchen:

Setzt man $\lambda = \frac{1}{2}k + \frac{1}{2}m + \beta + \frac{1}{4}$ und $a = \frac{1}{2}k - \frac{1}{2}m + \beta - \frac{1}{4}$ in (3), so erhält man, da¹¹⁾

$$W_{\lambda, \lambda - \frac{1}{2}}(u) = e^{-\frac{1}{2}u} u^\lambda \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \quad (16)$$

ist,

$$W_{k,m}(z) = \frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^k}{\Gamma(2\beta)} \int_0^{\infty e^{i\tau}} e^{-u} F(\frac{1}{2} + m - k, \frac{1}{2} - m - k; 2\beta; -u/z) u^{2\beta-1} du; \quad (17)$$

hierin ist β beliebig mit $\Re(\beta) > 0$ ¹²⁾. Diese Beziehung habe ich früher¹³⁾ mit Hilfe von anderen Methoden abgeleitet.

Der Spezialfall mit $\lambda = \frac{1}{2} - m - a$ von (3) ergibt wegen $W_{\lambda, \frac{1}{2} - \lambda}(u) = e^{-\frac{1}{2}u} u^\lambda$ und (9)

$$W_{k,m}(z) = \frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^k}{\Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \int_0^{\infty e^{i\tau}} e^{-u} \left(1 + \frac{u}{z}\right)^{k-m-\frac{1}{2}} u^{-k-m-\frac{1}{2}} du, \quad (18)$$

eine sehr bekannte, für $\Re(\frac{1}{2} - m - k) > 0$ gültige Integraldarstellung der WHITTAKERSchen Funktion, die auch zum Vorschein kommt, wenn man $2\beta = \frac{1}{2} - m - k$ setzt in (17).

Zwischen der zugeordneten LEGENDRESchen Funktion erster Art $P_n^l(z)$

7) Diese Vertauschung ist gestattet; siehe BROMWICH, [3], § 177.

8) Das Integral (12) mit $\mu = m + a$ und $\nu = a - k + s$ konvergiert wegen (14).

9) WHITTAKER and WATSON, [16], § 16.4.

10) Formel (3) gilt aus Stetigkeitsgründen auch für $\frac{1}{2} + m - k = 0, -1, -2, \dots$

11) WHITTAKER and WATSON, [16], § 16.3.

12) Formel (17) folgt aus (3), falls $\Re(\frac{1}{2} - m - k)$ und $\Re(\beta) > 0$ sind. Aus der Theorie der analytischen Fortsetzung ergibt sich aber, dass (17) für alle Werte von k und m gültig ist.

13) MEIJER, [9], 36; [11], 478—479; siehe auch ERDÉLYI, [4], 211.

und der gewöhnlichen hypergeometrischen Funktion $F(a, b; c; z)$ bestehen bekanntlich ¹⁴⁾ die Relationen

$$F(1 + \tfrac{1}{2}n - \tfrac{1}{2}l, \tfrac{1}{2} - \tfrac{1}{2}n - \tfrac{1}{2}l; 1-l; -\sinh^2 t) = 2^{-l} \Gamma(1-l) \sinh^l t \cosh^{-l} t P_n^l(\cosh t), \quad (19)$$

$$F(\tfrac{1}{2} + \tfrac{1}{2}n - \tfrac{1}{2}l, -\tfrac{1}{2}n - \tfrac{1}{2}l; 1-l; -\sinh^2 t) = 2^{-l} \Gamma(1-l) \sinh^l t P_n^l(\cosh t), \quad (20)$$

$$F(1+n-l, -n-l; 1-l; -\sinh^2 t) = \Gamma(1-l) \sinh^l t \cosh^l t P_n^l(\cosh 2t), \quad (21)$$

$$F(1+n, -n; 1-l; -\sinh^2 t) = \Gamma(1-l) \sinh^l t \cosh^{-l} t P_n^l(\cosh 2t) \quad (22)$$

Ich wähle nun $|\arg z| < \tfrac{1}{2}\pi$ in (3) und setze $\tau = \arg z$ und $u = z \sinh^2 t$; mit Rücksicht auf (19) finde ich für $\lambda = \tfrac{1}{2} - k - \alpha$

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{2^{\frac{1}{2}+2\alpha+m-k} \Gamma(2\alpha + \tfrac{1}{2}) z^\alpha}{\Gamma(\tfrac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} \\ &\times W_{\frac{1}{2}-k-\alpha, m+\alpha}(z \sinh^2 t) P_{-\frac{1}{2}-k+m-2\alpha}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} dt; \end{aligned} \right\} \quad (23)$$

mit Rücksicht auf (20) finde ich für $\lambda = \tfrac{3}{2} - k - \alpha$

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{2^{\frac{1}{2}+2\alpha+m-k} \Gamma(2\alpha - \tfrac{1}{2}) z^\alpha}{\Gamma(\tfrac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} \\ &\times W_{\frac{3}{2}-k-\alpha, m+\alpha}(z \sinh^2 t) P_{-\frac{1}{2}-k+m-2\alpha}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} \cosh t dt; \end{aligned} \right\} \quad (24)$$

mit Rücksicht auf (21) finde ich für $\lambda = \tfrac{3}{2} - m - 3\alpha$

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{2 \Gamma(4\alpha + m - k - \tfrac{1}{2}) z^\alpha}{\Gamma(\tfrac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} W_{\frac{3}{2}-m-3\alpha, m+\alpha}(z \sinh^2 t) \\ &\times P_{-2\alpha}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh 2t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} (\cosh t)^{\frac{3}{2}+k-m-2\alpha} dt; \end{aligned} \right\} \quad (25)$$

schliesslich bekomme ich mit Rücksicht auf (22) für $\lambda = \tfrac{1}{2} + m - 2k + \alpha$

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{2 \Gamma(\tfrac{1}{2}-m+k) z^\alpha}{\Gamma(\tfrac{1}{2}-m-k)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} W_{\frac{1}{2}+m-2k+\alpha, m+\alpha}(z \sinh^2 t) \\ &\times P_{-\frac{1}{2}-k+m}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh 2t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} (\cosh t)^{\frac{1}{2}-k+m+2\alpha} dt. \end{aligned} \right\} \quad (26)$$

In diesen vier Beziehungen genügen k, m und α den Bedingungen (6) und (7); überdies wird $2\alpha + \tfrac{1}{2} \neq 0, -1, -2, \dots$ in (23), $2\alpha - \tfrac{1}{2} \neq 0, -1, -2, \dots$ in (24), $4\alpha + m - k - \tfrac{1}{2} \neq 0, -1, -2, \dots$ in (25) und $\tfrac{1}{2} - m + k \neq 0, -1, -2, \dots$ in (26) vorausgesetzt.

¹⁴⁾ Für (20), (21) und (22) vergl. man HOBSON, [7], 219, 190 und 188. Formel (19) folgt aus (20) wegen

$$F(a, b; c; w) = (1-w)^{c-a-b} F(c-b, c-a; c; w).$$

Denn für $\beta = \frac{1}{4}$ geht (31) wegen¹⁹⁾

$$P_{\nu-\frac{1}{2}}^{\frac{1}{2}}(\cosh v) = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \frac{\cosh v}{(\sinh v)^{\frac{1}{2}}}$$

in (32) über.

Relation (31) kommt in etwas anderer Gestalt bei MACDONALD²⁰⁾ vor.

§ 4. Die in § 3 betrachteten Integraldarstellungen (17), (27), (28), (29) und (31) sind auch in

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{\Gamma(2\beta - \mu + \frac{1}{2}) \Gamma(\mu + m - k) \Gamma(\mu - m - k) e^{-\frac{1}{2}z} z^{k-\mu+\frac{1}{2}}}{\Gamma^2(2\beta) \Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \\ &\times \int_0^{\infty} e^{-\frac{1}{2}u} M_{\beta-\mu+\frac{1}{2}, \beta-\frac{1}{2}}(u) F(\mu + m - k, \mu - m - k; 2\beta; -u/z) u^{\beta-1} du \end{aligned} \right\} \quad (33)$$

enthalten. In dieser Beziehung ist

$$\Re(\frac{1}{2} \pm m - k) > 0; \dots \dots \dots (34)$$

z und τ genügen den Bedingungen (4) und (5); β und μ sind beliebige Zahlen mit

$$\Re(\beta) > 0, \dots \dots \dots (35)$$

$$2\beta - \mu + \frac{1}{2} \neq 0, -1, -2, \dots \dots \dots (36)$$

und

$$\mu \pm m - k \neq 0, -1, -2, \dots \dots \dots (37)$$

Nun hat man²¹⁾

$$M_{\beta, \beta-\frac{1}{2}}(u) = e^{-\frac{1}{2}u} u^{\beta} \dots \dots \dots (38)$$

Formel (33) geht also für $\mu = \frac{1}{2}$ in (17) über.

Ist $|\arg z| < \frac{1}{2}\pi$, so darf man $\tau = \arg z$ und $u = z \sinh^2 t$ mit $t \geq 0$ in (33) setzen. Setzt man überdies noch $\mu = \beta + k + \frac{1}{4}$, so erhält man mit Rücksicht auf (19)

$$\left. \begin{aligned} W_{k,m}(z) &= \frac{2^{2\beta} \Gamma(\beta - k + \frac{1}{4}) \Gamma(\beta + m + \frac{1}{4}) \Gamma(\beta - m + \frac{1}{4}) z^{\frac{1}{2}}}{\Gamma(2\beta) \Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \\ &\times \int_0^{\infty} e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} M_{\frac{1}{4}-k, \beta-\frac{1}{4}}(z \sinh^2 t) P_{2m-\frac{1}{2}}^{1-2\beta}(\cosh t) dt; \end{aligned} \right\} \quad (39)$$

¹⁹⁾ HOBSON, [7], 286.

²⁰⁾ MACDONALD, [8], 437, Formel (16).

²¹⁾ Formel (38) folgt aus (43).

in ähnlicher Weise findet man mit Rücksicht auf (20) für $\mu = \beta + k - \frac{1}{4}$

$$W_{k,m}(z) = \frac{2^{2\beta} \Gamma(\beta - k + \frac{3}{4}) \Gamma(\beta + m - \frac{1}{4}) \Gamma(\beta - m - \frac{1}{4}) z^{\frac{1}{2}}}{\Gamma(2\beta) \Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \times \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} M_{\frac{1}{2}-k, \beta-\frac{1}{2}}(z \sinh^2 t) P_{2m-\frac{1}{2}}^{1-2\beta}(\cosh t) \cosh t \, dt; \quad (40)$$

ebenso mit Rücksicht auf (21) für $\mu = 2\beta + k - \frac{1}{2}$

$$W_{k,m}(z) = \frac{2 \Gamma(1-k) \Gamma(2\beta + m - \frac{1}{2}) \Gamma(2\beta - m - \frac{1}{2}) z^{1-\beta}}{\Gamma(2\beta) \Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \times \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} M_{1-k, \beta, \frac{1}{2}-\frac{1}{2}}(z \sinh^2 t) P_{m-\frac{1}{2}}^{1-2\beta}(\cosh 2t) (\cosh t)^{2-2\beta} \, dt; \quad (41)$$

schliesslich erhält man mit Rücksicht auf (22) für $\mu = k + \frac{1}{2}$

$$W_{k,m}(z) = \frac{2 \Gamma(2\beta - k) \Gamma(\frac{1}{2} + m) \Gamma(\frac{1}{2} - m) z^{\beta}}{\Gamma(2\beta) \Gamma(\frac{1}{2} + m - k) \Gamma(\frac{1}{2} - m - k)} \times \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} M_{\beta-k, \beta-\frac{1}{2}}(z \sinh^2 t) P_{m-\frac{1}{2}}^{1-2\beta}(\cosh 2t) (\cosh t)^{2\beta} \, dt. \quad (42)$$

Die Beziehungen (39), (40), (41) und (42) sind Erweiterungen bzw. von (27), (28), (29) und (31). Denn für $\beta = \frac{1}{4} - k$ geht (39) wegen (38) in (27) über; auf analoge Weise findet man (28), bzw. (29), wenn man $\beta = \frac{3}{4} - k$ in (40), bzw. $\beta = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}k$ in (41) setzt. Schliesslich folgt Formel (31) aus (42) mit $k=0$ (wegen (30) und (38)).

§ 5. Beweis von (33): Für die Funktion

$$M_{k,m}(u) = e^{-\frac{1}{2}u} u^{m+\frac{1}{2}} {}_1F_1\left(\frac{1}{2} + m - k; 2m + 1; u\right) \quad (43)$$

gilt für grosse Werte von $|u|$ mit $\Re(u) > 0$ die folgende asymptotische Entwicklung²²⁾

$$e^{-\frac{1}{2}u} M_{k,m}(u) \sim \frac{\Gamma(2m+1) u^{-k}}{\Gamma(\frac{1}{2} + m - k)} {}_2F_0\left(\frac{1}{2} + m + k, \frac{1}{2} - m + k; \frac{1}{u}\right). \quad (44)$$

Das Integral

$$\int_0^{\infty e^{l\tau}} e^{-\frac{1}{2}u} M_{k,m}(u) u^{l-1} \, du = \int_0^{\infty e^{l\tau}} e^{-u} {}_1F_1\left(\frac{1}{2} + m - k; 2m + 1; u\right) u^{m+l-\frac{1}{2}} \, du,$$

²²⁾ Man vergl. BARNES, [1], 258.

worin $-\frac{1}{2}\pi < \tau < \frac{1}{2}\pi$, konvergiert daher, falls $\Re(\frac{1}{2} + m + l)$ und $\Re(k - l) > 0$ sind; durch Entwicklung der Funktion ${}_1F_1(u)$ nach steigenden Potenzen von u und durch Integration²³⁾ findet man, dass dieses Integral gleich

$$\Gamma(\tfrac{1}{2} + m + l) F(\tfrac{1}{2} + m + l, \tfrac{1}{2} + m - k; 2m + 1; 1)$$

ist. Wegen

$$F(a, b; c; 1) = \frac{\Gamma(c - a - b) \Gamma(c)}{\Gamma(c - a) \Gamma(c - b)}$$

hat man also

$$\int_0^{\infty e^{i\tau}} e^{-\frac{1}{2}u} M_{k,m}(u) u^{l-1} du = \frac{\Gamma(\frac{1}{2} + m + l) \Gamma(k - l) \Gamma(2m + 1)}{\Gamma(\frac{1}{2} + m - l) \Gamma(\frac{1}{2} + m + k)} \left. \vphantom{\int_0^{\infty e^{i\tau}}} \right\} . \quad (45)$$

$$[\Re(\tfrac{1}{2} + m + l) > 0; \Re(k - l) > 0; 2m \neq -1, -2, -3, \dots].$$

Nun folgt aus (43), (44) und²⁴⁾

$$F(a, b; c; u) = O(|u|^{-\Re(a)}) + O(|u|^{-\Re(b)}) \quad (|u| \rightarrow \infty) . \quad (46)$$

dass die rechte Seite von (33) existiert, falls k, m, β und μ den Bedingungen (34), (35), (36) und (37) genügen. Nach der Theorie der analytischen Fortsetzung darf ich daher annehmen, dass (34) und (35) erfüllt sind und dass ausserdem

$$\Re(2\beta - \mu + \tfrac{1}{2}) > 0 \text{ und } \Re(\mu \pm m - k) > 0$$

ist. Man kann also eine reelle Zahl σ mit

$$\text{Max} \{-2 \Re(\beta), \Re(-\mu \pm m + k)\} < \sigma < \text{Min} \{0, \Re(\tfrac{1}{2} - \mu)\} . \quad (47)$$

bestimmen.

Nun ist die in (33) auftretende hypergeometrische Funktion $F(-u/z)$ wegen (11) gleich

$$\frac{1}{2\pi i} \frac{\Gamma(2\beta)}{\Gamma(\mu + m - k) \Gamma(\mu - m - k)} \int_{\Delta} \frac{\Gamma(\mu + m - k + s) \Gamma(\mu - m - k + s) \Gamma(-s)}{\Gamma(2\beta + s)} \left(\frac{u}{z}\right)^s ds . \quad (48)$$

Hierin kann ich die Gerade $\Re(s) = \sigma$ als Integrationsweg Δ wählen; denn die Punkte $0, 1, 2, \dots$ liegen wegen (47) auf der rechten, die Punkte $-\mu \pm m + k, -\mu \pm m + k - 1, -\mu \pm m + k - 2, \dots$ aber auf der linken Seite dieser Gerade. Für jedes s von Δ gilt ferner mit

²³⁾ Das betreffende Integral ist nicht von τ abhängig; man darf daher $\tau = 0$ setzen. Ist überdies $\frac{1}{2} + m + l > 0$, $k - l > 0$ und $\frac{1}{2} + m - k > 0$, so ist gliedweise Integration erlaubt (man vergl. BROMWICH, [3], § 176 B). Man benutze weiter die Theorie der analytischen Fortsetzung.

²⁴⁾ Für (46) vergl. man BARNES, [2], 146.

Rücksicht auf (47) $\Re(2\beta + s) > 0$ und $\Re(\frac{1}{2} - \mu - s) > 0$; da nach (35) auch $\Re(\beta) > 0$ ist, folgt also aus (45)

$$\int_0^{\infty} e^{-\frac{1}{2}u} M_{\beta-\mu+\frac{1}{2}, \beta-\frac{1}{2}}(u) u^{\beta+s-1} du = \frac{\Gamma(2\beta+s) \Gamma(\frac{1}{2}-\mu-s) \Gamma(2\beta)}{\Gamma(-s) \Gamma(2\beta-\mu+\frac{1}{2})} \quad (49)$$

Trägt man nun in (33) für $F(-u/z)$ den Ausdruck (48) ein, so geht die rechte Seite, nach Vertauschung der Integrationsfolge und Anwendung von (49), über in

$$\frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^{k-\mu+\frac{1}{2}}}{2\pi i} \int_A \frac{\Gamma(\mu+m-k+s) \Gamma(\mu-m-k+s) \Gamma(\frac{1}{2}-\mu-s)}{\Gamma(\frac{1}{2}+m-k) \Gamma(\frac{1}{2}-m-k)} z^{-s} ds.$$

Ersetzt man hierin noch s durch $s-\mu+\frac{1}{2}$, so bekommt man das Integral (15); da dieses Integral gleich $W_{k,m}(z)$ ist, ist der Beweis von (33) geliefert.

§ 6. Ich werde jetzt einige Integraldarstellungen für $W_{k,m}(z)$ ableiten, die mit den in § 3 gefundenen Beziehungen (23), (24), (25) und (26) verwandt sind. Es gilt nämlich (man vergl. (3))

$$W_{k,m}(z) = \frac{\Gamma(1-2\alpha) \Gamma(\frac{1}{2}-m-a+\lambda) e^{-\frac{1}{2}z} z^{m+\frac{1}{2}}}{\Gamma(\frac{1}{2}-m-k) \Gamma(1-2m-2\alpha) \Gamma(\frac{1}{2}+m-a+\lambda)} \int_0^{\infty} e^{-\frac{1}{2}u} M_{\lambda, -m-\alpha}(u) \left\{ \begin{array}{l} \\ \times F(\frac{1}{2}+m-k, 1-2\alpha; \frac{1}{2}+m-a+\lambda; -z/u) u^{\alpha-m-\frac{3}{2}} du. \end{array} \right\} \quad (50)$$

Hierin ist $\Re(\frac{1}{2}-m-k) > 0$; z und τ genügen den Bedingungen (4) und (5); α und λ sind beliebige Zahlen mit

$$\Re(1-2m-2\alpha) > 0, \quad \Re(\frac{1}{2}+m-a+\lambda) > 0, \\ 1-2\alpha \neq 0, -1, -2, \dots \text{ und } \frac{1}{2}-m-a+\lambda \neq 0, -1, -2, \dots$$

Der Beweis von (50) ist dem von (33) analog.

Für $\lambda = \frac{1}{2} - m - a$ geht (50) wegen (38) und (9) in (18) über. Nimmt man $\lambda = a - k$ in (50), so erhält man mit Rücksicht auf (9)

$$W_{k,m}(z) = \frac{\Gamma(1-2\alpha) e^{-\frac{1}{2}z} z^{m+\frac{1}{2}}}{\Gamma(1-2m-2\alpha) \Gamma(\frac{1}{2}+m-k)} \int_0^{\infty} e^{-\frac{1}{2}u} M_{a-k, -m-\alpha}(u) (z+u)^{2\alpha-1} u^{-m-\alpha-\frac{1}{2}} du; \quad (51)$$

diese Beziehung, gültig für $\Re(\frac{1}{2}+m-k) > 0$ und beliebige Werte von α mit $\Re(1-2m-2\alpha) > 0$ und $1-2\alpha \neq 0, -1, -2, \dots$, kommt auch zum Vorschein, wenn man $\beta = \frac{1}{2} - m - a$ und $\mu = 1 + k - m - 2\alpha$ setzt in (33).

Für $\alpha=0$ geht (51) in die mit (10) verwandte Formel

$$W_{k,m}(z) = \frac{e^{-\frac{1}{2}z} z^{m+\frac{1}{2}}}{\Gamma(1-2m)\Gamma(\frac{1}{2}+m-k)} \int_0^{\infty e^{i\tau}} e^{-\frac{1}{2}u} M_{-k,-m}(u) \frac{u^{-m-\frac{1}{2}} du}{z+u} \quad (52)$$

über.

Bezeichnet $Q_n^l(z)$ die zugeordnete LEGENDRESche Funktion zweiter Art ²⁵⁾ und wird die Funktion $U_n^l(z)$ durch

$$U_n^l(z) = \frac{e^{-l\pi i}}{\Gamma(1+n+l)} Q_n^l(z)$$

erklärt, so gelten folgende Relationen ²⁶⁾

$$F\left(\frac{n-l+2}{2}, \frac{n+l+2}{2}; n+\frac{3}{2}; -\frac{1}{\sinh^2 t}\right) = \frac{2^{n+1} \Gamma(n+\frac{3}{2}) (\sinh t)^{n+2}}{\sqrt{\pi} \cosh t} U_n^l(\cosh t), \quad (53)$$

$$F\left(\frac{n-l+1}{2}, \frac{n+l+1}{2}; n+\frac{3}{2}; -\frac{1}{\sinh^2 t}\right) = \frac{2^{n+1} \Gamma(n+\frac{3}{2}) (\sinh t)^{n+1}}{\sqrt{\pi}} U_n^l(\cosh t), \quad (54)$$

$$F\left(n-l+1, n+1; 2n+2; -\frac{1}{\sinh^2 t}\right) = \frac{2 \Gamma(2n+2) (\cosh t)^l}{\Gamma(n+1) (\sinh t)^{l-2n-2}} U_n^l(\cosh 2t), \quad (55)$$

$$F\left(n+1, n+l+1; 2n+2; -\frac{1}{\sinh^2 t}\right) = \frac{2 \Gamma(2n+2) (\sinh t)^{l+2n+2}}{\Gamma(n+1) (\cosh t)^l} U_n^l(\cosh 2t). \quad (56)$$

Mit Hilfe dieser Beziehungen kann man nun aus (50) Integraldarstellungen für $W_{k,m}(z)$ ableiten, die den in § 3 betrachteten Spezialfälle (23), (24), (25) und (26) von (3) entsprechen. Ist $|\arg z| < \frac{1}{2}\pi$, so darf man nämlich $\tau = \arg z$ und $u = z \sinh^2 t$ ($t \geq 0$) in (50) setzen. Setzt man ausserdem noch $\lambda = \frac{1}{2} - k - \alpha$ in (50), so findet man mit Rücksicht auf (53), falls $\Re(\frac{1}{2} - m - k) > 0$, $\Re(1 - 2m - 2\alpha) > 0$, $\Re(1 + m - k - 2\alpha) > 0$, $1 - 2\alpha \neq 0, -1, -2, \dots$ und $1 - m - k - 2\alpha \neq 0$ ist ²⁷⁾,

$$W_{k,m}(z) = \frac{2^{m-k-2\alpha+\frac{3}{2}} \Gamma(1-2\alpha) \Gamma(1-m-k-2\alpha) z^\alpha}{\Gamma(\frac{1}{2}-m-k) \Gamma(1-2m-2\alpha) \sqrt{\pi}} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2}z \cosh^2 t} \left\{ \begin{array}{l} \\ \times M_{\frac{1}{2}-k-\alpha, -m-\alpha}(z \sinh^2 t) U_{-\frac{1}{2}-k+m-2\alpha}^l(\cosh t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} dt. \end{array} \right\} \quad (57)$$

²⁵⁾ Ich meine hier die HOBSONsche Funktion $Q_n^l(z)$, nicht die BARNESsche. Für den Zusammenhang zwischen den beiden Funktionen $Q_n^l(z)$ siehe man HOBSON, [7], 196.

²⁶⁾ Für (54), (55) und (56) vergl. man HOBSON, [7], 219, Formel (50), 203, Formel (28) und 202, Formel (27). Beziehung (53) folgt aus (54) wegen

$$F(a, b; c; w) = (1-w)^{c-a-b} F(c-b, c-a; c; w).$$

²⁷⁾ Aus $\Re(\frac{1}{2} - m - k) > 0$, $\Re(1 - 2m - 2\alpha) > 0$ und $\Re(1 + m - k - 2\alpha) > 0$ folgt $\Re(1 - m - k - 2\alpha) > -\frac{1}{2}$; hieraus und aus $1 - m - k - 2\alpha \neq 0$ ergibt sich, dass die in (57) vorkommende Funktion $\Gamma(1 - m - k - 2\alpha)$ einen Sinn hat.

Auf analoge Weise folgt aus (50) (mit $\lambda = \frac{3}{2} - k - \alpha$) und (54), falls $\Re(\frac{1}{2} - m - k) > 0$, $\Re(1 - 2m - 2\alpha) > 0$, $\Re(2 + m - k - 2\alpha) > 0$ und $1 - 2\alpha \neq 0, -1, -2, \dots$ ist,

$$W_{k,m}(z) = \frac{2^{m-k-2\alpha+\frac{5}{2}} \Gamma(1-2\alpha) \Gamma(2-m-k-2\alpha) z^\alpha}{\Gamma(\frac{1}{2}-m-k) \Gamma(1-2m-2\alpha) \sqrt{\pi}} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} \left. \right\} \quad (58)$$

$$\times M_{\frac{3}{2}-k-\alpha, -m-\alpha}(z \sinh^2 t) U_{\frac{1}{2}-k+m-2\alpha}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} \cosh t dt;$$

ebenso aus (50) (mit $\lambda = \frac{3}{2} - m - 3\alpha$) und (55), falls $\Re(\frac{1}{2} - m - k) > 0$, $\Re(1 - 2m - 2\alpha) > 0$ und $\Re(1 - 2\alpha) > 0$ ist,

$$W_{k,m}(z) = \frac{4 \Gamma(2-2m-4\alpha) z^\alpha}{\Gamma(\frac{1}{2}-m-k) \Gamma(1-2m-2\alpha)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} \left. \right\} \quad (59)$$

$$\times M_{\frac{3}{2}-m-3\alpha, -m-\alpha}(z \sinh^2 t) U_{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh 2t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} (\cosh t)^{\frac{3}{2}+k-m-2\alpha} dt$$

und schliesslich aus (50) (mit $\lambda = \frac{1}{2} + m - 2k + \alpha$) und (56), falls $\Re(\frac{1}{2} \pm m - k) > 0$, $\Re(1 - 2m - 2\alpha) > 0$ und $1 - 2\alpha \neq 0, -1, -2, \dots$ ist,

$$W_{k,m}(z) = \frac{4 \Gamma(1-2\alpha) \Gamma(1-2k) z^\alpha}{\Gamma(\frac{1}{2}+m-k) \Gamma(\frac{1}{2}-m-k) \Gamma(1-2m-2\alpha)} \int_0^\infty e^{-\frac{1}{2} z \cosh^2 t} \left. \right\} \quad (60)$$

$$\times M_{\frac{1}{2}+m-2k+\alpha, -m-\alpha}(z \sinh^2 t) U_{-\frac{1}{2}-k+m}^{\frac{1}{2}+k-m-2\alpha}(\cosh 2t) (\sinh t)^{-k-m-\frac{1}{2}} (\cosh t)^{\frac{1}{2}-k+m+2\alpha} dt.$$

Die Formeln (57), (58), (59) und (60) entsprechen bezw. (23), (24), (25) und (26).

LITERATURVERZEICHNIS.

E. W. BARNES.

1. On functions defined by simple types of hypergeometric series. Trans. Cambridge Phil. Soc., **20**, 253—279 (1908).
2. A new development of the theory of the hypergeometric functions. Proc. London Math. Soc., (2) **6**, 141—177 (1908).

T. J. I'A. BROMWICH.

3. An introduction to the theory of infinite series (second edition, 1926).

A. ERDÉLYI.

4. Der Zusammenhang zwischen verschiedenen Integraldarstellungen hypergeometrischer Funktionen. Quarterly Journ. of Math. (Oxford series), **8**, 200—213 (1937).

D. GIBB.

5. On integral relations connected with the confluent hypergeometric function. Proc. Edinburgh Math. Soc., **34**, 93—101 (1916).

S. GOLDSTEIN.

6. Operational representations of WHITTAKER's confluent hypergeometric function and WEBER's parabolic cylinder function. Proc. London Math. Soc., (2) **34**, 103—125 (1932).

E. W. HOBSON.

7. The theory of spherical and ellipsoidal harmonics (1931).

H. M. MACDONALD.

8. Some applications of FOURIER's theorem. *Proc. London Math. Soc.*, **35**, 428—443 (1903).

C. S. MEIJER.

9. Ueber die Integraldarstellungen der WHITTAKERSchen Funktion $W_{k,m}(z)$ und der HANKELschen und BESSELSchen Funktionen. *Nieuw Archief voor Wetkunde*, (2) **18**, (2tes Heft), 35—57 (1934).
10. Einige Integraldarstellungen für WHITTAKERSche und BESSELSche Funktionen. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.*, Amsterdam, **37**, 805—812 (1934).
11. Neue Integraldarstellungen aus der Theorie der WHITTAKERSchen und HANKELschen Funktionen. *Math. Annalen*, **112**, 469—489 (1936).
12. Ueber eine Integraldarstellung der WHITTAKERSchen Funktion. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.*, Amsterdam, **41**, 42—44 (1938).

J. L. SHARMA.

13. An integral equation for WHITTAKER's confluent hypergeometric functions. *Journ. London Math. Soc.*, **13**, 117—119 (1938).

R. S. VARMA.

14. On the parabolic cylinder functions. *Proc. Benares Math. Soc.*, **9**, 31—42 (1927).

G. N. WATSON.

15. A treatise on the theory of BESSEL functions (1922).

E. T. WHITTAKER and G. N. WATSON.

16. A course of modern analysis (fourth edition, 1927).

Mathematics. — Ueber die KUMMERSche Funktion ${}_1F_1(a; b; z)$. Von C. S. MEIJER. (Communicated by Prof. J. G. VAN DER CORPUT).

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

§ 1. Wie u. a. POCHHAMMER ¹⁾ bewiesen hat, besitzt die KUMMERSche Funktion ${}_1F_1(a; b; z)$ die beiden Integraldarstellungen

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b)}{\Gamma(b-a)\Gamma(a)} \int_0^1 e^{zu} (1-u)^{b-a-1} u^{a-1} du \quad [\Re(b) > \Re(a) > 0] \quad (1)$$

und

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b)}{2\pi i} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} e^u \left(1 - \frac{z}{u}\right)^{-a} u^{-b} du \quad (b \neq 0, -1, -2, \dots). \quad (2)$$

Der Integrationsweg in (2) kommt von $-\infty$, umkreist die Punkte 0 und z in positivem Sinne und kehrt dann wieder nach $-\infty$ zurück.

ERDÉLYI ²⁾ hat gezeigt, dass die POCHHAMMERSchen Beziehungen nur Sonderfälle der folgenden, allgemeineren Integraldarstellung sind:

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(1-\lambda)}{2\pi i} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} e^u {}_2F_1(a, 1-\lambda; b; z/u) u^{\lambda-1} du; \dots \quad (3)$$

hierin ist λ eine beliebige Zahl mit $\lambda \neq 1, 2, 3, \dots$.

Nun gilt bekanntlich

$${}_2F_1(a, b; b; w) = (1-w)^{-a}. \dots \dots \dots (4)$$

Man findet also (2), wenn man $\lambda = 1 - b$ setzt in (3). Aber auch (1) ist ein Spezialfall von (3); ERDÉLYI beweist nämlich, dass (3) mit $\lambda = 0$ nach einigen Zwischenrechnungen in (1) übergeht.

In einer zweiten Arbeit gibt ERDÉLYI ³⁾ die folgenden Erweiterungen von (1) ⁴⁾

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(a)}{\Gamma(a-a)\Gamma(a)} \int_0^1 {}_1F_1(a; b; zu) (1-u)^{a-a-1} u^{a-1} du \left. \vphantom{\int_0^1} \right\} \quad (5)$$

$$[\Re(a) > \Re(a) > 0]$$

¹⁾ POCHHAMMER, [11], 85 und 90.

²⁾ ERDÉLYI, [8], 207—208.

³⁾ ERDÉLYI, [9], 270, Formel (2.6) und 273, Formel (5.2). Man vergl. auch ERDÉLYI, [6], 47, Formel (7.3).

⁴⁾ Die Beziehungen (5) und (6) gehen für $\alpha = b$, bzw. $\beta = a$ in (1) über.

und

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b)}{\Gamma(b-\beta)\Gamma(\beta)} \int_0^1 {}_1F_1(a; \beta; zu) (1-u)^{b-\beta-1} u^{\beta-1} du \left. \vphantom{\int_0^1} \right\} \quad (6)$$

$$[\Re(b) > \Re(\beta) > 0].$$

Es liegt jetzt nahe zu fragen, ob die Funktion ${}_1F_1(a; b; z)$ eine Integraldarstellung besitzt, die (2), (5) und (6) als Spezialfälle enthält. Nun sieht man leicht ein, dass (5) und (6) beide in ⁵⁾

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(\alpha)}{\Gamma(\alpha-\beta)\Gamma(\beta)} \int_0^1 {}_2F_2(\alpha, \alpha; \beta, b; zu) (1-u)^{\alpha-\beta-1} u^{\beta-1} du \left. \vphantom{\int_0^1} \right\} \quad (7)$$

$$[\Re(\alpha) > \Re(\beta) > 0]$$

enthalten sind; denn diese Beziehung geht für $\beta=a$ in (5) und für $\alpha=b$ in (6) über. Es genügt also eine Integraldarstellung herzuleiten, wovon (2) und (7) Sonderfälle sind. Diese — sehr allgemeine — Integraldarstellung lautet wie folgt

$${}_1F_1(a; b; z) = c_1 \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_3F_3\left(\begin{matrix} 1, \alpha, a+\lambda; \\ \beta, \gamma, b+\lambda; u \end{matrix}\right) \cdot {}_2F_1\left(\begin{matrix} \beta-\lambda, \gamma-\lambda; \\ \alpha-\lambda; z/u \end{matrix}\right) u^{\lambda-1} du, \quad (8)$$

wo

$$c_1 = \frac{\Gamma(\alpha) \Gamma(a+\lambda) \Gamma(\beta-\lambda) \Gamma(\gamma-\lambda) \Gamma(b)}{2\pi i \Gamma(\beta) \Gamma(\gamma) \Gamma(b+\lambda) \Gamma(\alpha-\lambda) \Gamma(a)}.$$

Hierin wird $\Re(a) > 0$ und $b \neq 0, -1, -2, \dots$ vorausgesetzt; α, β, γ und λ sind beliebige Zahlen mit

$$\Re(\lambda) < 1; \Re(\alpha-\lambda) > 0; \alpha \neq 0, -1, -2, \dots;$$

$$a+\lambda \neq 0, -1, -2, \dots; \beta-\lambda \neq 0, -1, -2, \dots; \gamma-\lambda \neq 0, -1, -2, \dots \quad {}^6).$$

In den Paragraphen 3 und 4 werde ich einige Spezialfälle von (8) näher untersuchen; ich werde u. a. zeigen, dass (8) mit $\gamma=1$ und $\lambda=0$ nach einiger Transformation in (7) übergeht, während (3) der Spezialfall mit $\alpha=b+\lambda$, $\beta=a+\lambda$ und $\gamma=1$ von (8) ist. Die Beziehungen (1), (2), (5) und (6) sind daher — als Sonderfälle von (3) und (7) — sämtlich in (8) enthalten.

Die in der vorliegenden Note benutzte Methode kann auch auf höhere hypergeometrische Funktionen angewandt werden. Der Einfachheit halber werde ich mich aber auf die KUMMERSche Funktion beschränken.

⁵⁾ Der Beweis von (7) erfolgt durch Entwicklung der Funktion ${}_2F_2$ und gliedweise Integration.

⁶⁾ Die rechte Seite von (8) hat auch einen Sinn, falls β, γ oder $b+\lambda = 0, -1, -2, \dots$ ist, wegen

$$\frac{\Gamma(\mu) \Gamma(\nu) \Gamma(\varrho)}{\Gamma(\beta) \Gamma(\gamma) \Gamma(\delta)} {}_3F_3\left(\begin{matrix} \mu, \nu, \varrho; \\ \beta, \gamma, \delta; u \end{matrix}\right) = \sum_{h=0}^{\infty} \frac{\Gamma(\mu+h) \Gamma(\nu+h) \Gamma(\varrho+h) z^h}{h! \Gamma(\beta+h) \Gamma(\gamma+h) \Gamma(\delta+h)}.$$

§ 2. *Beweis von (8).* Sind α, β und $\gamma \neq 0, -1, -2, \dots$, so gilt bekanntlich ⁷⁾ für $|\arg w| < \frac{1}{2}\pi$

$$\frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)\Gamma(\gamma)}{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)\Gamma(\varrho)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} \alpha, \beta, \gamma; \\ \mu, \nu, \varrho; -w \end{matrix} \right) = \frac{1}{2\pi i} \int_L \frac{\Gamma(s)\Gamma(\alpha-s)\Gamma(\beta-s)\Gamma(\gamma-s)}{\Gamma(\mu-s)\Gamma(\nu-s)\Gamma(\varrho-s)} w^{-s} ds; \quad (9)$$

hierin läuft der Integrationsweg L von $-\infty i + \tau$ nach $\infty i + \tau$ (τ ist eine beliebige reelle Zahl) und zwar so, dass die Punkte $\alpha, \alpha+1, \alpha+2, \dots$, $\beta, \beta+1, \beta+2, \dots$ und $\gamma, \gamma+1, \gamma+2, \dots$ auf der rechten, die Punkte $0, -1, -2, \dots$ aber auf der linken Seite von L liegen.

Aus (9) folgt auch ⁸⁾

$$\frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)\Gamma(\gamma)}{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)\Gamma(\varrho)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} \alpha, \beta, \gamma; \\ \mu, \nu, \varrho; -w \end{matrix} \right) = O(w^{-\Re(\alpha)}) + O(w^{-\Re(\beta)}) + O(w^{-\Re(\gamma)}) \left. \vphantom{\frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)\Gamma(\gamma)}{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)\Gamma(\varrho)}} \right\} \quad (10)$$

$(w > 0; w \rightarrow \infty).$

Ist $\text{Min} \{ \Re(\alpha), \Re(\beta), \Re(\gamma) \} > 0$, so ist der in (9) vorkommende Integrand eine analytische Funktion von s im Innern des Streifens

$$0 < \Re(s) < \text{Min} \{ \Re(\alpha), \Re(\beta), \Re(\gamma) \} \quad ^9); \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

man kann dann auf (9) die MELLINSche Umkehrformel ¹⁰⁾ anwenden und findet, falls s der Bedingung (11) genügt,

$$\frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)\Gamma(\gamma)}{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)\Gamma(\varrho)} \int_0^\infty {}_3F_3 \left(\begin{matrix} \alpha, \beta, \gamma; \\ \mu, \nu, \varrho; -w \end{matrix} \right) w^{s-1} dw = \frac{\Gamma(s)\Gamma(\alpha-s)\Gamma(\beta-s)\Gamma(\gamma-s)}{\Gamma(\mu-s)\Gamma(\nu-s)\Gamma(\varrho-s)}.$$

Diese Beziehung kann bekanntlich ¹¹⁾ in

$$\frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)\Gamma(\gamma)}{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)\Gamma(\varrho)} \int_0^{(0+)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} \alpha, \beta, \gamma; \\ \mu, \nu, \varrho; -w \end{matrix} \right) (-w)^{s-1} dw = - \frac{2\pi i \Gamma(\alpha-s)\Gamma(\beta-s)\Gamma(\gamma-s)}{\Gamma(1-s)\Gamma(\mu-s)\Gamma(\nu-s)\Gamma(\varrho-s)} \quad (12)$$

übergeführt werden. Da der Punkt $w=0$ nicht mehr auf dem Integrationswege liegt, ist die linke Seite von (12) mit Rücksicht auf (10) konvergent für $\Re(s) < \text{Min} \{ \Re(\alpha), \Re(\beta), \Re(\gamma) \}$ und ausserdem für diese Werte von s eine analytische Funktion von s . Beziehung (12) gilt also wegen der Theorie der analytischen Fortsetzung für $\Re(s) < \text{Min} \{ \Re(\alpha), \Re(\beta), \Re(\gamma) \}$.

Liegt nun der Integrationsweg des Integrals (8) ausserhalb des Kreises

⁷⁾ BARNES, [1], 68—69. Die linke Seite von (9) ist gleich der Summe der Residuen des Integranden in den Polen $s=0, -1, -2, \dots$.

⁸⁾ Man vergl. BARNES, [1], 68—69.

⁹⁾ Man kann nun jede Gerade $\Re(s)=\tau$ mit $0 < \tau < \text{Min} \{ \Re(\alpha), \Re(\beta), \Re(\gamma) \}$ als Integrationsweg in (9) wählen.

¹⁰⁾ COURANT-HILBERT, [5], 90—91.

¹¹⁾ WHITTAKER and WATSON, [12], § 12, 22.

$|u| = |z|$, so kann man die hypergeometrische Funktion ${}_2F_1(z/u)$ nach steigenden Potenzen von z/u entwickeln; man findet

$$\frac{\Gamma(\beta - \lambda) \Gamma(\gamma - \lambda)}{\Gamma(\alpha - \lambda)} {}_2F_1\left(\begin{matrix} \beta - \lambda, \gamma - \lambda; \\ \alpha - \lambda; \end{matrix} z/u\right) = \sum_{h=0}^{\infty} \frac{\Gamma(\beta - \lambda + h) \Gamma(\gamma - \lambda + h)}{h! \Gamma(\alpha - \lambda + h)} \frac{z^h}{u^h}.$$

Ist $\Re(1 - \lambda) > 0$, $\Re(\alpha - \lambda) > 0$, $\Re(\alpha) > 0$ und $h \geq 0$, so folgt aber aus (12)

$$\frac{\Gamma(\alpha) \Gamma(a + \lambda)}{\Gamma(\beta) \Gamma(\gamma) \Gamma(b + \lambda)} \int_{-\infty}^{(0+)} {}_3F_3\left(\begin{matrix} 1, \alpha, a + \lambda; \\ \beta, \gamma, b + \lambda; \end{matrix} u\right) u^{\lambda-h-1} du = \frac{2\pi i \Gamma(\alpha - \lambda + h) \Gamma(a + h)}{\Gamma(\beta - \lambda + h) \Gamma(\gamma - \lambda + h) \Gamma(b + h)}.$$

Die rechte Seite von (8) geht also durch Entwicklung der Funktion ${}_2F_1(z/u)$ und gliedweise Integration ¹²⁾ über in

$$\frac{\Gamma(b)}{\Gamma(a)} \sum_{h=0}^{\infty} \frac{\Gamma(a + h) z^h}{h! \Gamma(b + h)} = {}_1F_1(a; b; z).$$

Hiermit ist (8) bewiesen.

§ 3. Formel (8) vereinfacht sich erheblich, wenn auf der rechten Seite die Funktion ${}_3F_3$ in eine Funktion ${}_1F_1$ entartet. Aus (8) mit $a = b + \lambda$ und $\beta = a + \lambda$ ergibt sich z. B.

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(\gamma - \lambda)}{2\pi i \Gamma(\gamma)} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_1F_1(1; \gamma; u) \cdot {}_2F_1(a, \gamma - \lambda; b; z/u) u^{\lambda-1} du. \quad (13)$$

Hierin ist $b \neq 0, -1, -2, \dots$; γ und λ sind beliebig mit ¹³⁾

$$\Re(\lambda) < 1; \gamma - \lambda \neq 0, -1, -2, \dots$$

Auf analoge Weise erhält man, wenn man $\beta = a + \lambda$ und $\gamma = 1$ setzt in (8),

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(a) \Gamma(1 - \lambda) \Gamma(b)}{2\pi i \Gamma(b + \lambda) \Gamma(a - \lambda)} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_1F_1(a; b + \lambda; u) \cdot {}_2F_1(a, 1 - \lambda; a - \lambda; z/u) u^{\lambda-1} du. \quad (14)$$

Hierin ist $b \neq 0, -1, -2, \dots$; a und λ sind beliebig mit

$$\Re(a - \lambda) > 0; a \neq 0, -1, -2, \dots; \lambda \neq 1, 2, 3, \dots$$

¹²⁾ Gliedweise Integration ist gestattet; siehe BROMWICH, [4], § 176B.

¹³⁾ Für negative Werte von u mit $u \rightarrow -\infty$ gilt

$$\frac{1}{\Gamma(\sigma)} {}_1F_1(\sigma; \sigma; u) = O(|u|^{-\Re(\sigma)});$$

man vergl. BARNES, [2], 257.

Ebenso findet man, wenn man $a = b + \lambda$ und $\gamma = 1$ setzt in (8),

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(a+\lambda) \Gamma(\beta-\lambda) \Gamma(1-\lambda)}{2\pi i \Gamma(\beta) \Gamma(a)} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_1F_1(a+\lambda; \beta; u) \cdot {}_2F_1(\beta-\lambda, 1-\lambda; b; z/u) u^{\lambda-1} du. \quad (15)$$

Hierin ist $\Re(a) > 0$ und $b \neq 0, -1, -2, \dots$; β und λ sind beliebig mit

$$a + \lambda \neq 0, -1, -2, \dots; \beta - \lambda \neq 0, -1, -2, \dots; \lambda \neq 1, 2, 3, \dots$$

Schliesslich folgt aus (8) mit $\lambda = 1 - b$ und $\gamma = a - b + 1$

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(a) \Gamma(\beta+b-1) \Gamma(b)}{2\pi i \Gamma(\beta) \Gamma(a+b-1)} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_1F_1(a; \beta; u) \cdot {}_2F_1(a, \beta+b-1; a+b-1; z/u) u^{-b} du. \quad (16)$$

Hierin ist $b \neq 0, -1, -2, \dots$; a und β sind beliebig mit

$$\Re(a+b-1) > 0; a \neq 0, -1, -2, \dots; \beta+b-1 \neq 0, -1, -2, \dots$$

Formel (13) ist eine Erweiterung von (3); man findet nämlich (3), wenn man $\gamma = 1$ setzt in (13). Nimmt man $\lambda = \gamma - b$ in (13), so bekommt man wegen (4)

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b)}{2\pi i \Gamma(\gamma)} \int_{-\infty}^{(0+, z+)} {}_1F_1(1; \gamma; u) \left(1 - \frac{z}{u}\right)^{-a} u^{\gamma-b-1} du;$$

diese Beziehung geht für $\gamma = 1$ in (2) über.

Auch (14) und (15) sind Erweiterungen von (3); setzt man nämlich $a = b + \lambda$ in (14) oder $\beta = a + \lambda$ in (15), so erhält man gerade (3).

Relation (16) ist eine Verallgemeinerung von (2); denn der Spezialfall mit $a = \beta$ von (16) liefert (2).

§ 4¹⁴⁾. Ich werde jetzt die Sonderfälle mit $\lambda = 0, -1, -2, \dots$ von (8) näher untersuchen. Als Integrationsweg wähle ich die negative reelle Achse von $-\infty$ bis $-r$ (wo $r > |z|$ ist), den Kreis mit Radius r in positivem Sinne durchlaufen und schliesslich die negative reelle Achse von $-r$ bis $-\infty$. Der Integrand in der rechten Seite von (8) hat für die ganzzahlige Werte von $\lambda \leq 0$ auf den beiden geraden Teilen dieses Integrationsweges denselben Wert. Der Integrationsweg kann also auf eine im Endlichen liegende, einfache, geschlossene Kurve reduziert werden, welche die Punkte $u = 0$ und $u = z$ umschliesst. Diese Integrationskurve darf durch den Punkt $u = 0$ geführt werden, falls $\Re(\beta)$ und $\Re(\gamma) > 0$ sind; denn für kleine Werte von $|u|$ gilt ¹⁵⁾

$${}_2F_1(\beta-\lambda, \gamma-\lambda; \alpha-\lambda; z/u) = O(|u|^{\Re(\beta-\lambda)}) + O(|u|^{\Re(\gamma-\lambda)}).$$

¹⁴⁾ Zu diesem Paragraphen vergl. man auch ERDÉLYI, [8], 207—208.

¹⁵⁾ BARNES, [3], 146.

Ist $\lambda = 0, -1, -2, \dots$, $\Re(\beta) > 0$ und $\Re(\gamma) > 0$, so folgt also aus (8)

$${}_1F_1(a; b; z) = c_1 z^\lambda \int_0^{(1+)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} 1, a, a+\lambda; \\ \beta, \gamma, b+\lambda; zu \end{matrix} \right) \cdot {}_2F_1 \left(\begin{matrix} \beta-\lambda, \gamma-\lambda; \\ a-\lambda; 1/u \end{matrix} \right) u^{\lambda-1} du; \quad (17)$$

hierin hat c_1 denselben Wert wie in (8); der Integrationsweg ist eine Schleife, die im Punkte $u=0$ beginnt und endet und ausserdem den Punkt $u=1$ in positivem Sinne umkreist.

Nun gilt bekanntlich ¹⁶⁾

$$\left. \begin{aligned} & {}_2F_1(\beta-\lambda, \gamma-\lambda; a-\lambda; 1/u) \\ &= \frac{\Gamma(a-\beta-\gamma+\lambda) \Gamma(a-\lambda)}{\Gamma(a-\beta) \Gamma(a-\gamma)} u^{\beta-\lambda} {}_2F_1(\beta-\lambda, 1+\beta-\alpha; 1+\beta+\gamma-\alpha-\lambda; 1-u) \\ &+ \frac{\Gamma(\beta+\gamma-a-\lambda) \Gamma(a-\lambda)}{\Gamma(\beta-\lambda) \Gamma(\gamma-\lambda)} u^{\beta-\lambda} (u-1)^{\alpha-\beta-\gamma+\lambda} {}_2F_1(1-\gamma+\lambda, a-\gamma; 1+\alpha-\beta-\gamma+\lambda; 1-u). \end{aligned} \right\} \quad (18)$$

Weiter hat man ¹⁷⁾

$$\int_0^{(1+)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} 1, a, a+\lambda; \\ \beta, \gamma, b+\lambda; zu \end{matrix} \right) \cdot {}_2F_1 \left(\begin{matrix} \beta-\lambda, 1+\beta-\alpha; \\ 1+\beta+\gamma-\alpha-\lambda; 1-u \end{matrix} \right) u^{\beta-1} du = 0. \quad (19)$$

Aus (17), (18) und (19) geht hervor, dass ${}_1F_1(a; b; z)$ gleich

$$c_2 z^\lambda \int_0^{(1+)} {}_3F_3 \left(\begin{matrix} 1, a, a+\lambda; \\ \beta, \gamma, b+\lambda; zu \end{matrix} \right) \cdot {}_2F_1 \left(\begin{matrix} 1-\gamma+\lambda, a-\gamma; \\ 1+\alpha-\beta-\gamma+\lambda; 1-u \end{matrix} \right) (u-1)^{\alpha-\beta-\gamma+\lambda} u^{\beta-1} du$$

ist, wo

$$c_2 = \frac{\Gamma(a) \Gamma(a+\lambda) \Gamma(b) \Gamma(\beta+\gamma-a-\lambda)}{2\pi i \Gamma(\beta) \Gamma(\gamma) \Gamma(b+\lambda) \Gamma(a)}.$$

Ist $\Re(1+\alpha-\beta-\gamma+\lambda) > 0$, so findet man hieraus in bekannter Weise ¹⁸⁾ für ${}_1F_1(a; b; z)$ den Wert

$$c_3 z^\lambda \int_0^1 {}_3F_3 \left(\begin{matrix} 1, a, a+\lambda; \\ \beta, \gamma, b+\lambda; zu \end{matrix} \right) \cdot {}_2F_1 \left(\begin{matrix} 1-\gamma+\lambda, a-\gamma; \\ 1+\alpha-\beta-\gamma+\lambda; 1-u \end{matrix} \right) (1-u)^{\alpha-\beta-\gamma+\lambda} u^{\beta-1} du,$$

wo

$$c_3 = \frac{\Gamma(a) \Gamma(a+\lambda) \Gamma(b)}{\Gamma(\beta) \Gamma(\gamma) \Gamma(b+\lambda) \Gamma(a) \Gamma(1+\alpha-\beta-\gamma+\lambda)}.$$

¹⁶⁾ BARNES, [3], 152, Formel (IX).

¹⁷⁾ Der Integrand ist analytisch innerhalb des Integrationsweges.

¹⁸⁾ Man vergl. POCHHAMMER, [10], 510.

Hierin wird $b \neq 0, -1, -2, \dots$ vorausgesetzt; α, β, γ und λ sind beliebig mit

$$\lambda = 0, -1, -2, \dots; \Re(\beta) > 0; \Re(\gamma) > 0;$$

$$\Re(1 + \alpha - \beta - \gamma + \lambda) > 0; \alpha \neq 0, -1, -2, \dots; \alpha + \lambda \neq 0, -1, -2, \dots$$

Man sieht nun leicht ein, dass (7) ein Spezialfall dieses Resultats ist; man erhält nämlich (7), wenn man $\gamma = 1$ und $\lambda = 0$ setzt. Nimmt man dagegen $\gamma = 1$, $\alpha = b + \lambda$ und $\beta = a + \lambda$, so bekommt man

$${}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b) z^\lambda}{\Gamma(a) \Gamma(b-a+\lambda)} \int_0^1 e^{zu} {}_2F_1\left(\begin{matrix} \lambda, b+\lambda-1 \\ b-a+\lambda; 1-u \end{matrix}\right) (1-u)^{b-a+\lambda-1} u^{a+\lambda-1} du. \quad (20)$$

Hierin ist $b \neq 0, -1, -2, \dots, \lambda = 0, -1, -2, \dots, \Re(a+\lambda) > 0$ und $\Re(b-a+\lambda) > 0$.

Integraldarstellung (20), die für $\lambda = 0$ in (1) übergeht, ist in etwas anderer Gestalt schon von ERDÉLYI¹⁹⁾ gegeben worden.

LITERATURVERZEICHNIS.

E. W. BARNES.

1. The asymptotic expansion of integral functions defined by generalized hypergeometric series. Proc. London Math. Soc., (2) 5, 59—116 (1907).
2. On functions defined by simple types of hypergeometric series. Trans. Cambridge Phil. Soc., 20, 253—279 (1908).
3. A new development of the theory of the hypergeometric functions. Proc. London Math. Soc., (2) 6, 141—177 (1908).

T. J. I'A. BROMWICH.

4. An introduction to the theory of infinite series (second edition, 1926).

R. COURANT und D. HILBERT.

5. Methoden der mathematischen Physik, I (1924).

A. ERDÉLYI.

6. Ueber eine Methode zur Gewinnung von Funktionalbeziehungen zwischen konfluenten hypergeometrischen Funktionen. Monatshefte für Math. und Phys., 45, 31—52 (1937).
7. Funktionalrelationen mit konfluenten hypergeometrischen Funktionen. Zweite Mitteilung: Reihenentwicklungen. Math. Zeitschrift, 42, 641—670 (1937).
8. Der Zusammenhang zwischen verschiedenen Integraldarstellungen hypergeometrischer Funktionen. Quarterly Journ. of Math. (Oxford series), 8, 200—213 (1937).
9. Integraldarstellungen hypergeometrischer Funktionen. Quarterly Journ. of Math. (Oxford series), 8, 267—277 (1937).

L. POCHHAMMER.

10. Zur Theorie der EULER'schen Integrale. Math. Annalen, 35, 495—526 (1890).
11. Ueber die lineare Differentialgleichung zweiter Ordnung mit linearen Coefficienten. Math. Annalen, 36, 84—96 (1890).

E. T. WHITTAKER and G. N. WATSON.

12. A course of modern analysis (fourth edition, 1927).

¹⁹⁾ ERDÉLYI, [7], 659, Formel (7,7); [8], 208, Formel (4.3).

Botany. — *Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster Tripolium.* Von M. VAN EIJK. (Communicated by Prof. J. C. SCHOUTE.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

§ 1. *Einleitung.*

Pflanzenzellen sind imstande gegen ein Diffusionsgefälle Salze in ihren Vakuolen aufzunehmen. In der neueren Literatur treten immer mehr Tatsachen in den Vordergrund, die darauf hinweisen, dass dieser Prozess in engem Zusammenhang mit der Atmung steht. Es ergibt sich nämlich, dass bei einem Objekte die höchste Atmung der stärksten Aufnahme und Akkumulation von Salzen entspricht. Mit einer niedrigen Atmung ist eine dementsprechend niedrigere Aufnahme verbunden.

Diese allgemeine Parallelität fanden u.a. STEWARD, HOAGLAND, ROSENFELS und LUNDEGÅRDH. Sie variierten durch verschiedene äussere Faktoren die Atmung, z.B. durch Sauerstoffzufuhr zu den Geweben oder Organen und untersuchten deren Einfluss auf die Salzabsorption mit obenerwähntem Resultat.

LUNDEGÅRDH hat aber hauptsächlich den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung (bei Hafer und Tabak) untersucht. Bei diesen Versuchen werden alle die Wurzelatmung beeinflussenden Faktoren möglichst gleichmässig gehalten. Nur die Salzaufnahme wird variiert, z.B. durch Anwendung verschieden graduierter Lösungen eines bestimmten Salzes, in die die Wurzeln gebracht werden. Hieraus ergibt sich, dass die Wurzelatmung (gemessen als CO_2 Ausscheidung) im Verhältnis zu der aufgenommenen Salzmenge zunimmt. Diese Zunahme ist nach Ansicht dieses Forschers eine unmittelbare Folge der Arbeit, die bei der Aufnahme und Akkumulation der Salze durch die Zellen, in casu die Wurzel, geleistet wird.

Den Ergebnissen der Versuche von LUNDEGÅRDH, d.h. dass infolge der Aufnahme von Salzen die Wurzelatmung zunimmt, stimmen viele Forscher nicht bei.

STEWARD hat einige Versuche so angeordnet, dass sie einen etwaigen Einfluss der Salzaufnahme auf die Atmung zeigen können. Diese führten zwar zu einem negativen Resultat, jedoch können diese Versuche nur den Beweis erbringen, dass die erwähnte Erscheinung nicht bei seinem Objekt, d.h. dem Speichergewebe der Kartoffel, vorkommt.

§ 2. *Fragestellung.*

Der Zweck dieser Abhandlung ist zu untersuchen, ob auch bei einer anderen Pflanze ein Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung

vorkommt. Bei der Wahl des Objektes hat die Frage vorgeherrscht, ob beim etwaigen Vorkommen dieser Erscheinung, diese bei allen Pflanzenarten gleich stark auftritt oder, ob bei oekologisch verschiedenen Typen Unterschiede auftreten.

Aus diesem Grunde habe ich absichtlich als Objekt eine Pflanze gewählt, die auf stark salzhaltigem Boden vorkommt, nämlich *Aster Tripolium*. Bei dieser Pflanze findet, wie bei allen salzspeichernden Halophyten, während des Lebens eine starke Salzaufnahme, vor allem von NaCl, statt. Bei etwaiger Konzentrationssteigerung der Salze im Boden, wie dies an ihren natürlichen Standorten vorkommt, nehmen diese schnell grössere Mengen auf. Diese Tatsachen werden in Zusammenhang mit der osmotischen Wasseraufnahme gebracht.

Aster ist also eine Pflanze, die gewöhnlich viel Salz aufnimmt. Für sie sind eine NaCl-haltige Umgebung und Veränderungen in der Konzentration, wie sie bei meinen Versuchen vorkommen, keine abnormen Verhältnisse.

§ 3. *Methode.*

Bei den Untersuchungen habe ich eine Methode angewandt, die unter konstanten äusseren Bedingungen eine Bestimmung der Wurzelatmung (gemessen als CO_2 Ausscheidung) ermöglichte.

Die O_2 -Zufuhr ist immer optimal gewählt. Auch konnte gleichzeitig die Wasseraufnahme bestimmt werden.

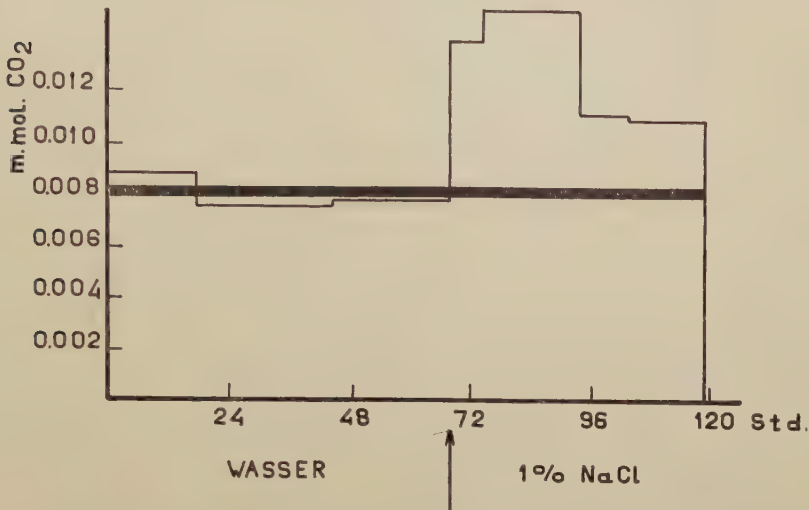
Die zu dem Versuche benutzten Pflanzen wurden in einer Nährlösung von KELLER ohne Zusatz von NaCl gezüchtet. Dennoch enthielten sie ziemlich viel Cl. aus dem Leitungswasser, womit die Pflanzen begossen wurden. Eine Beschreibung des benutzten Apparates wird in einer anderen Abhandlung veröffentlicht (VAN EIJK, 1939).

§ 4. *Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster.*

Zunächst ist nun untersucht worden, ob sich ein Einfluss der Aufnahme von NaCl auf die Wurzelatmung feststellen lässt. Zu diesem Zwecke ist die Wurzelatmung fünfzehn junger Pflanzen untersucht worden, deren Wurzeln in Leitungswasser gehalten wurden. Es zeigt sich nun, dass unter konstanten äusseren Bedingungen auch die Ausscheidung von CO_2 einen konstanten Wert erreicht (s. Kurve 1). Danach wird Kochsalz bis zu einer Konzentration von etwa 1 % hinzugefügt. Die Wasseraufnahme wird durch diese plötzliche Steigerung der osmotischen Werte in der äusseren Umgebung gehemmt. Die Pflanzen nehmen nun das Salz, wie dies bei den meisten Halophyten der Fall ist, in hohem Masse auf. Die Folgen dieser Salzaufnahme auf die Wurzelatmung ist sehr positiv; sie steigt bei übrigens gleichen Verhältnissen um etwa 100 % über den Wert hinaus, die sie im Leitungswasser hat.

Aus einem anderen Versuch ergibt sich, dass diese gesteigerte Atmung eine Folge der Salzaufnahme ist und z.B. nicht durch einen stimulierenden

Einfluss des aufgenommenen NaCl auf die Atmung verursacht wird. Es stellt sich nämlich heraus, dass die Atmung wieder denselben Wert wie



Wurzelatmung bei *Aster Tripolium*: Die Wurzeln sind erst in Leitungswasser und ab Pfeil in einer 1-prozentigen NaCl-Lösung gehalten. Die dick gedruckte Linie zeigt die mittlere CO₂ Ausscheidung im Leitungswasser.

vor der Aufnahme hat, wenn man die Wurzeln nach einem Versuch, wie er im Vorhergehenden beschrieben wurde, wieder in Leitungswasser bringt. Nur während der Salzaufnahme ist die Atmung gesteigert. Die Ergebnisse stimmen also völlig mit den Versuchen von LUNDEGÄRDH überein.

Der Teil der Totalatmung der Wurzeln, der in engem Zusammenhang mit der Salzaufnahme steht und eine Folge derselben ist, wird von mir als „Salzatmung“ von den übrigen Atmungsprozessen, die durch andere Faktoren als durch die Salzaufnahme bestimmt werden, unterschieden.

§ 5. Anionatmung.

Nach Versuchen von LUNDEGÄRDH wird diese gesteigerte Wurzelatmung durch die Aufnahme der Anionen verursacht, welche Erscheinung er darum „Anionatmung“ nennt. Die Aufnahme von Kationen hat keinen nachweislichen Einfluss auf die Atmung. Aus quantitativen Untersuchungen folgte, dass die Grösse der Anionatmung durch die aufgenommene Menge (A) und einen bestimmten Faktor (k) bestimmt wird.

Dieser gibt an, wieviel Moleküle CO₂ durch die Anionatmung bei der Aufnahme eines Anions mehr frei werden, gegenüber der Atmung die die Wurzel in dem Augenblick hat, wo keine Aufnahme stattfindet.

Letztere Atmung hat er die Grundatmung (R_g) genannt. Diese ist also unter den Versuchsbedingungen die Atmungsintensität der Wurzeln, die von der Salzaufnahme unabhängig ist.

Die Totalatmung der Wurzel (R_t) besteht also aus zwei Komponenten und wird durch folgende Formel ausgedrückt:

$$R_t = R_g + k \cdot A$$

Für Cl ist die Konstante unter bestimmten Bedingungen durchschnittlich 3; für SO_4 ist sie 12. Die Konstante ist von verschiedenen Faktoren abhängig. LUNDEGÅRDH fand nämlich, dass die anwesenden Kationen den Wert dieser Konstante beeinflussen. Für Cl z.B. variiert er durch den erwähnten Faktor von 2,8—9,8.

Es ergibt sich, dass bei meinen Versuchen die Grösse der „Salzatmung“ und die aufgenommene Menge NaCl sich proportional entsprechen. Es gibt also einen Proportionalitätsfaktor im Sinne LUNDEGÅRDHS. Ob bei meinem Objekt die „Salzatmung“ nur durch die Aufnahme des Anions und nicht teilweise durch die Aufnahme des Kations verursacht wurde, habe ich nicht weiter untersucht. Mein Ausgangspunkt war das Halophytenproblem, und die Frage, die ich mir stellte, war vor allem die Grösse der „Salzatmung“ bei Halophyten, mit Rücksicht auf die Tatsache, dass diese Pflanzen an ihren Standorten eine sehr starke Salzaufnahme vorweisen, zu bestimmen. Hierbei ist es von weniger Bedeutung, ob die erwähnte Atmung nur durch das Cl verursacht wird, der k -Wert von Na also unmessbar klein ist, wie dies bei den Objekten von LUNDEGÅRDH der Fall ist, oder ob dieser auch einen bestimmten Wert hat. Die Summe der beiden ist bestimmt worden. Welcher Teil jedem Einzelnen zukommt, falls k des Kations nicht Null ist, muss durch weitere Untersuchungen bestimmt werden. Durch den geringen Einfluss der Aufnahme ist jedoch Aster im allgemeinen kein geeignetes Objekt die Erscheinung der „Salzatmung“ weiter zu erforschen.

§ 6. *Das Verhältnis der aufgenommenen Menge NaCl zu der „Salzatmung“ bei einer Aufnahme aus einer hohen Konzentration Kochsalz.*

Für Asterpflanzen, die in einer Nährlösung ohne Zusatz von NaCl gezüchtet worden sind, ist die angewandte Konzentration (1 % = 160 m. mol.) hier relativ hoch.

Die „Salzatmung“ infolge der Salzaufnahme ist folgendermassen bestimmt. Aus der gegebenen Kurve der Wurzelatmung hat sich erwiesen, dass diese einen konstanten Wert erreicht. Dieser darf bei Aster als Grundatmung genommen werden. Hier ist nämlich die Atmung in Wasser praktisch dieselbe wie in einer Nährlösung; nachdem die erste Steigerung in derselben durch die Salzaufnahme vorbei und ein stationärer Zustand eingetreten ist. Sie erfährt im Gegensatz zu einer Aufnahme von Nährsalzen, durch das aufgenommene NaCl keine Veränderung. In dem Falle war wohl ein bleibender Einfluss auf die Grundatmung erkennbar. Die ganze Mehratmung während der Aufnahme von NaCl ist also eine Folge dieses Prozesses. Die „Salzatmung“ ist also der Unterschied der gefun-

denen Totalatmung der Wurzel und der schon bestimmten Grundatmung während dieser Zeit.

Die Salzaufnahme ist durch Cl-Analyse der Versuchspflanze und des Kontrollmaterials bestimmt worden. Das Na ist nicht unmittelbar bestimmt. Wir sehen aber dass in den untersuchten Halophyten Na und Cl in fast äquivalenten Mengen enthalten sind (s. VAN EIJK 1934). Bei diesen Versuchen kann man daher wohl annehmen, dass, vor allem in jenen Fällen in denen die Lösung nur Kochsalz enthält, die Zunahme des Cl angibt, wieviel NaCl aufgenommen worden ist.

Das Verhältnis: „Salzatmung“/Salzaufnahme, m.a.W. die Konstante k für NaCl, ist also jetzt bekannt.

Dabei ergaben sich folgende k -Werte:

$$k = 0,43; 0,41; 0,25; 0,65.$$

Die Salzaufnahme bei diesen Versuchen erfolgte entweder aus einer NaCl-Lösung oder aus einer Nährlösung NaCl.

§ 7. Wertbestimmung von k für NaCl bei Aufnahme aus einer schwachen Salzkonzentration.

Bei diesen Versuchen sind die Pflanzen in eine schwache Salzkonzentration von 2—6 milli-mol pro Liter gebracht. Diese Konzentration ist etwa von der Grössenordnung derjenigen, welche LUNDEGÅRDH bei seinen Versuchen anwandte.

Die benutzten Asterpflanzen sind für diese Versuche möglichst Cl-frei gezüchtet, z.B. durch Begiessung mit destilliertem Wasser; gebraucht man hierzu Leitungswasser, dann würden die Pflanzen das darin vorhandene Cl gierig aufnehmen, was zur Folge hätte, dass sie aus der benutzten schwachen Konzentration wenig oder überhaupt nichts aufnehmen würden.

Die aufgenommenen Cl bzw. NaCl-Mengen konnten hier, der geringen Menge in der Flüssigkeit wegen, durch Analyse dieser Flüssigkeit bestimmt werden. Hierdurch ist es möglich, bei denselben Pflanzen die totale Wurzelatmung und die Salzaufnahme während dieser Zeit wiederholt (meistens 8 mal) zu bestimmen. Aus diesen Werten sind dann die beiden Unbekannten R_g und k der Formel berechnet. Aus Versuchen wurde gefunden $k = 0,08$ und $0,25$.

§ 8. Schwankungen der k -Werte.

Die Werte weisen, absolut betrachtet, erhebliche Schwankungen auf. Bei LUNDEGÅRDH schwankte der Wert durch den Einfluss der in der Flüssigkeit enthaltenen Kationen; dieser Wert ist also nicht von verschiedenen Bedingungen unabhängig. Bei meinen Versuchen ist der k -Wert unter den verschiedensten Bedingungen, in bezug auf Grösse und Alter der Wurzeln, Konzentration des NaCl, Vorhandensein oder Fehlen verschiedener Nährsalze (Nährlösung nach KELLER oder nach v. D. CRONE) bestimmt worden.

Diese Bedingungen werden gewiss die Werte von k beeinflussen. Ueberdies ist der Einfluss der Salzaufnahme gering, also die „Salzatmung“ verhältnismässig klein. Dies ist ein ungünstiger Umstand zur genauen Bestimmung des k -Wertes. Diesem Umstande sollen auch teilweise die gefundenen Unterschiede zugeschrieben werden müssen.

§ 9. Der k -Wert für Na_2SO_4 .

Ueber den Einfluss der Aufnahme dieses Salzes auf die Wurzelatmung sind noch einige Versuche, bei denen die Wurzeln in einer schwachen Lösung dieses Salzes gehalten wurden, angestellt worden.

Die aufgenommenen Mengen sind durch Analyse der äusseren Flüssigkeit bestimmt worden. Auch hier ist angenommen, dass äquivalente Mengen Anionen und Kationen aufgenommen wurden.

Diese Versuche ergaben die Werte $k=0,33$ und $1,0$.

§ 10. Vergleichung der „Salzatmung“ bei Halophyten mit der bei Nicht-Halophyten.

Die bei meinen Versuchen gefundenen k -Werte gaben an, wieviel Moleküle CO_2 bei der Aufnahme eines Moleküls NaCl oder Na_2SO_4 mehr als bei der Grundatmung frei werden. Die von LUNDEGÅRDH gefundenen k -Werte für die Anionen Cl und SO_4 dürfen unmittelbar mit den von mir gefundenen k -Werten des Salzes verglichen werden, da bei den Objekten des genannten Forschers die Kationatmung als Null angenommen werden kann.

Es ergibt sich dann, dass die „Salzatmung“ bei dem untersuchten Halophyt verhältnismässig viel geringer als bei den untersuchten Nicht-Halophyten Hafer und Tabak ist. Beim ersteren schwankt der k -Wert für NaCl von $0,08$ bis $0,65$, bei letzteren von $2,8$ bis $9,8$. Die Grössenordnung von k ist also bei Aster etwa 10 mal kleiner.

Trotz der höheren Aufnahme von NaCl , an den natürlichen Standorten durch die Asterpflanzen, wird die Wurzelatmung durch die „Salzatmung“ verhältnismässig wenig gesteigert, weil der k -Wert gering ist. Dies ist ebenso der Fall bei der Aufnahme von Na_2SO_4 . Der k -Wert ist hier bei Aster $0,33$ — $1,0$, während dieser bei den Objekten von LUNDEGÅRDH 12 beträgt.

Die Tatsache, dass Aster Tripolium mit verhältnismässig wenig Energie NaCl aufnehmen kann, ist gewiss von Vorteil für die Pflanze. Eine günstige Lage dieses Faktors wird im allgemeinen gewiss vorteilhaft sein für Pflanzen, die, wie dies bei Halophyten der Fall ist, auf ihren Standorten viele Salze aufnehmen und hierdurch imstande sind ihr Transpirationswasser auf osmotischem Wege zu erhalten.

Zusammenfassung.

Bei Aster Tripolium hat die Aufnahme von Salzen Einfluss auf die Wurzelatmung.

Die Grösse dieser „Salzatmung“ ist von der aufgenommenen Menge, sowie von einem Faktor k , abhängig.

Ein Vergleich mit Nicht-Halophyten ergibt, dass dieser Faktor bei dem Halophyt *Aster Tripolium* klein ist. Diese Salzpflanze nimmt also das NaCl und auch das Na_2SO_4 bei geringem Energieverbrauch auf. Diese Erscheinung kann einer der Faktoren sein, die das Vorkommen gewisser Pflanzen auf salzhaltigem Boden ermöglichen.

LITERATUR.

- EIJK, M. VAN, Versuche über den Einfluss des Kochsalzgehalts in der Nährlösung auf die Entwicklung von *Salicornia herbacea* und auf die Zusammensetzung der Salze im Zellinnern dieser Pflanze. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam*, **37** (1934).
- *Rec. d. trav. bot. Neerl.* 1939. (Im Druck).
- HOAGLAND, D. R. and F. C. BROYER, General nature of the process of salt accumulation by roots with description of the experimental methods. *Plant Physiol.*, **11** (1936).
- LUNDEGÅRDH, H. und H. BURSTROM, Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanze. *Biochem. Zeitschrift*, **261** (1933).
- Untersuchungen über die Atmungsvorgänge in Pflanzenwurzeln. *Biochem. Zeitschrift*, **277** (1935).
- LUNDEGÅRDH, H., Untersuchungen über die Anionatmung. *Biochem. Zeitschrift*, **290** (1937).
- ROSENFELS, R. S., The absorption and accumulation of potassium bromide by *Elodea* as related to respiration. *Protoplasma*, **23** (1935).
- STEWART, F. C., The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. Observations upon effects of time, oxygen, and saltconcentration by storage tissue. *Protoplasma*, **18** (1933).

—Amsterdam, *Pflanzenphysiologisches
Laboratorium der Universität.*

Geology.— *Preliminary note on the occurrence of a new ammonoid fauna of Permian age on the island of Timor.* By F. A. H. W. DE MAREZ OYENS. (Communicated by Prof. H. A. BROUWER.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

During Prof. BROUWER's expedition to the Lesser Sunda islands in 1937, the writer had the opportunity to visit the various localities of Permian fossils in the neighbourhood of the village Basleo on the island of Timor.

It is a known fact that the Paleozoic rocks in the vicinity of Basleo contain the richest layers of marine Permian evertebrates of the world (Lit. 13, p. 539). The localities consist for the greater part of isolated occurrences of limestones, tuffaceous rocks, marls and conglomerates, separated from each other in some cases by Permian basic eruptive rocks, but more generally folded together in a varied series of Mesozoic and Old-Tertiary (Eocene) sediments, whilst also a large amount of bigger and smaller faults is responsible for the separated occurrence of the individual localities.

In the field it has been impossible so far to make a stratigraphical sequence of the individual layers, in the first place on account of their isolated occurrence above mentioned, but also because the larger localities (for instance the locality Toenioen Eno, being locality n^o. 25 of WANNER's sketch [Lit. 13, pp. 544—545]) yield their fossiliferous material exclusively from a thick crust of weathered soil.

It is therefore very lucky that the common occurrence of ammonoids, these important fossils for local and interregional correlations — in the Basleo district occurring with an enormous quantity of corals, echinoderms, brachiopods, pelecypods, gastropods, etc., in most of the localities (exception made for the conglomerates) — enable us to compare the different localities as to their stratigraphical position. HANIEL (Lit. 1) and WANNER (Lit. 13) have paid due attention to this fact: the former surmising the occurrence of two different horizons between the Basleo localities, the latter coming to the conclusion that all of the Basleo ammonoids were of the same age. Both authors were right: HANIEL's collections, as well as JONKER's, (which were described by SMITH [Lit. 7]), came for the majority from material purchased from natives, whereas WANNER's study was founded on material collected personally by EHRAT from specifically mentioned localities, all of which proved to be of the same age. But it happened during the writers visit to these localities that natives offered him for purchase a collection of fossils, which at first sight were thought to originate from the much older horizon of the locality Bitaoeni, situated at some 40 km distance from Basleo. They proved

however to be from two new neighbouring localities at about 5 km to the N.E. of Basleo on the left slope of the upper course of the creek Aintenoe, a right tributary of the river Boenoe, which in its turn is a right tributary of the river Benain. The rock from which the fossils weather is a violet-brown tuffaceous marl, very like the rock of some of the layers of the Bitaoeni horizon.

The ammonoids of these two localities, Tae Wei¹⁾ and Tae Lina, of which the first mentioned proved to be the most prolific, are particularly interesting on account of their stratigraphical position between the horizons of Bitaoeni and Basleo.

A preliminary survey of this ammonoid fauna (crinoids, brachiopods and corals being the principal other components) has given the following 23 species:

1. *Daraelites submeeki* HAN.
2. *Parapronorites* cf. *timorensis* HAN.
3. *Propinacoceras* spec. det. aff. *P. affine* GEMM.
4. *Artinskia simile* (HAN.)
5. *Medlicottia* spec. det. aff. *M. orbignyana* VERN.
6. *Sicanites* spec. det. aff. *S. mojsisovicsi* GEMM.
7. *Rhiphaeites* spec. det. n^o. 1
8. *Rhiphaeites* spec. det. n^o. 2
9. *Metalegoceras ?sundaicum* (HAN.)
10. *Agathiceras brouweri* SMITH
11. *Agathiceras* cf. *martini* HAN.
12. *Agathiceras* cf. *sundaicum* HAN.
13. *Adrianites cancellatus* (HAN.)
14. *Adrianites* cf. *oyensi* (HAN.) (?*Crimites* TOUM. 1937)
15. *Epadrianites involutus* SCHINDEW. 1931
16. *Marathonites dieneri* SMITH
17. *Stacheoceras arthaberi* SMITH (s. SCHINDEW. 1931)
18. *Stacheoceras* spec. det.
19. *Popanoceras* cf. *indo-australicum* HAN.
(?*Gemmellaroceras* TOUM. 1937)
20. *Popanoceras* spec. det.
21. *Waagenoceras* spec. det. (non *Hanieloceras* MILLER 1933)
22. *Hyattoceras* spec. det.
23. *Adrianitidae* (?) gen. nov. et spec. nov. det.

This assemblage has strong affinities to the fauna of Bitaoeni: not less than 13 out of 23 listed species are conspecific with, or at least very nearly related to, forms of Bitaoeni. These are the species 1, 2, 4, 5, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17 and 19. Four or five however of these species (nos 4, 10?, 11, 13 and 17) are apparently long lived, they having been also listed from

¹⁾ Tae means hill.

Basleo and/or Amarassi. Species 15 is the only one that has been found in Basleo and Amarassi, without also occurring in Bitaoeni.

From the commonest forms of Bitaoeni the genus *Pronorites* is missing, as are *Vidrioceras timorense* (HAN.) (= *Popanoceras timorense* forma *a* HAN.) and *Vidrioceras wanneri* SCHINDEWOLF 1931 (= *Popanoceras tridens* forma *a* HANIEL), whilst *Metalegoceras? sundaicum* (HAN.) has been found only in one scanty fragment and *Agathiceras* cf. *sundaicum* HAN. only in one specimen.

Very suggestive is the occurrence of the genus *Waagenoceras* in a primitive form, which is very distinct from the *Hanieloceras* (MILLER 1933) forms from Basleo and Amarassi, but which shows affinity (in the number of lobal elements) to the Sicilian *Waagenoceras*. The same interest must be accorded to the very primitive *Hyattoceras*, which probably shall have to be attributed to a new genus *Prohyattoceras*, which has an undivided first lateral saddle as its most prominent characteristic.

Further interesting forms are: *Sicanites* sp. which can hardly be distinguished from *S. mojsisovicsi* GEMM.; *Rhiphaeites* (RUZENCEV 1933) sp. with Sicilian affinities; *Agathiceras brouweri* SMITH, being the most common form of the Tae Wei horizon. This species has formerly been listed in a restricted number of specimens both from Bitaoeni and from Basleo, but neither EHRAT nor the writer who have personally searched the actual Basleo localities, have encountered *Agathiceras brouweri* SMITH; whereas specimens in hand of the writer from former acquisitions (purchased from natives in the years 1933 and 1934 and sent to the Amsterdam Geological Institute) show the utmost lithological probability of being from Tae Wei.

Trying to coordinate the Tae Wei formation with the Permian systems of other countries it has first to be noted that TOUMANSKAJA (Lit. 10, 11) by reason of her studies of the Crimean deposits, comes to the conclusion that there must be a gap between the Bitaoeni and Basleo formations, in which gap she places her Martian horizon and the major part of the Sosio beds, only the lower part of the Roccapalumba beds being incorporated with part of the Burnian and Bitaoeni horizons.

From the enumeration of the species of Tae Wei given above it can be concluded, 1^o. that the ammonoid fauna has a strong affinity to the fauna of Bitaoeni, but that on the other hand obviously younger elements are mixed with it; 2^o. that these younger elements do not reach the Basleo stage of development: *Waagenoceras* having not yet reached the *Hanieloceras* stage; *Hyattoceras* (or perhaps *Prohyattoceras*) being more primitive than *Hyattoceras subgeinitzi* HANIEL (this latter species being listed from Amarassi and from Basleo; whereas „*Hyattoceras*” *waageni* SMITH from Bitaoeni has proved to be a *Perrinites* [Lit. 4, p. 306 and 312]); *Neostacheoceras*, an abundant form of Basleo is missing from Tae Wei; 3^o. that the only form conspecific with a Basleo species, that

does not occur also in Bitaoeni is *Epadrianites involutus* SCHIND.; 4^o. that marked affinities can be established to Sicilian forms: the genera *Daraelites*, *Parapronorites*, *Popanoceras*, *Propinacoceras*, *Sicanites*, and perhaps *Waagenoceras* having yielded species closely related to Sicilian forms.

Recapitulating, it can be said that the ammonoid fauna of Tae Wei is intermediate between the faunas of Bitaoeni and of Basleo, presumably however nearer connected with the former and consequently not filling completely the existing hiatus between the two faunas, but leaving another gap between the formations of Tae Wei and of Basleo.

Taking into consideration the close relation existing between several Tae Wei forms and certain Sosio elements and consequently between Tae Wei and the Crimean faunas, the following tentative zonal correlation table might prove correct:

Timor	Crimea	Pamir	Sicily	W. Texas
Basleo + Amarassi				
TAE WEI	Marta		Rupe Paso + Pietro di Salomone	Upper Word
			Roccapalumba	
Bitaoeni	Burnu	Kubergandy		Lower Word
		Bouz-téré		Leonard + Hess
Somohole	Soraman			Wolfcamp

For the correlation with the Urals reference be made to MILLER's latest publication (Lit. 3).

Geological Institute.

Amsterdam, November 1938.

REFERENCES.

1. HANIEL, C. A., Die Cephalopoden der Dyas von Timor. Paläontologie von Timor, III Lieferung, pp. 1—154, Stuttgart (1915).
2. MILLER, A. K., Age of the Permian Limestones of Sicily. American Journal of Science, 26, 409—427 (1933).
3. ———, Comparison of Permian Ammonoid Zones of Soviet Russia with Those of North America. Bulletin of the Amer. Ass. of Petroleum Geologists, 22, n^o. 8, 1014—1019 (1938).

4. PLUMMER, F. B. and SCOTT, G., Upper Paleozoic Ammonites in Texas. The University of Texas, Bulletin n^o. 3701, 3—516 (1937).
5. RUZENCEV, V. E., Sur quelques Ammonoidea du Permien inférieur provenant de la région d'Aktioubinsk. Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou, Nouvelle Série, **41**, Section Géologique, **11** (2), 164—180 (1933).
6. SCHINDEWOLF, O. H., Ueber den Ammoniten-Sipho. Sitzungsberichte der Preussischen Geologischen Landesanstalt, **6**, 197—209 (1931).
7. SMITH, J. P., Permian ammonoids of Timor. Jaarboek van het Mijnwezen in Nederlandsch-Indië, Verhandelingen, 1e gedeelte, 1—58 (1926).
8. TOUMANSKAJA, O. G., The Permo-Carboniferous beds of the Crimea, Part I. Cephalopoda, Ammonoidea. Central Geological Service, Moscou (1931).
9. ———, Permian ammonoids of the Kubergandy river and their stratigraphical significance. Materials of the Pamir Expedition, 1933, **31**, 43—130, Academy of Nauk, S.S.S.R. (1935).
10. ———, The permian horizons of the Crimea. Problems of Soviet Geology, **7**, 470—472 (1937).
11. ———, A parallelisation of the permian layers of the Crimea and Timor. Problems of Soviet Geology, **7**, 617—618 (1937).
12. ———, La stratigraphie du système permien d'après les ammonées. Abstracts of Papers, XVII International Geological Congress, 93—94 (1937).
13. WANNER, J., Das Alter der permischen Besleo-Schichten von Timor. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abt. B, 539—549 (1931).

Anatomy. — *Ueber das Verhältnis der Oberfläche des Frontalhirns zu derjenigen des ganzen Gehirnes bei höheren Affen und Menschen.*
Von R. BRUMMELKAMP. (Communicated by Prof. C. U. ARIËNS
KAPPERS.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

Schon eine vorläufige Betrachtung der Gehirne von Anthropomorphen und Menschen zeigt eine sehr grosse Uebereinstimmung dieser Organe in deren allgemeinen Struktur. Nicht nur in der Anordnung der Felderung, sondern auch in den relativen Ausdehnungsverhältnissen der einzelnen Territorien gibt sich eine grosse Aehnlichkeit kund.

Von altersher war die Frage wichtig, inwieweit das Frontalhirn einer elektiven Grössenzunahme in der phylogenetischen Reihe unterworfen war. Dass eine solche Zunahme stattgefunden hat, ergibt sich, wenn man weit auseinander liegende Ordnungen der Säugetiere, wie z.B. Ungulaten, Carnivoren, Lemuriden und höhere Affen vergleicht. Ob dies aber innerhalb einer Gruppe von nahen verwandten Arten auch der Fall ist, ist noch eine offene Frage und wird unten näher untersucht werden. Verschiedene Hirnanatomen haben sich besonders bemüht, zu zeigen, dass z.B. in der Familie der Anthropomorphen ein progressives Wachstum des Frontalhirns, in relativer wie absoluter Hinsicht stattfindet. Man glaubte aus dem relativ hohen Mass beim Menschen seinen intellektuellen Adel, kurz seine hervorragende Stellung im Tierreich ablesen zu können.

Da das Gehirn, im besonderen das Vorderhirn, ein Oberflächenorgan ist, dessen bedeutsamste Elemente in den äusseren Schichten liegen, leuchtet es ein, dass bei einer Beurteilung der absoluten und relativen Grösse seiner einzelnen Teile an erster Stelle die Oberflächenbestimmung beachtet werden muss, bei welcher Bestimmung es gilt, ebenso gut auf die Furchen wie auf die Windungen zu achten. Zur Erreichung dieses Zieles hat man verschiedene Methoden erdacht, welche teils nur noch historischen Wert haben (BAILLARGER, CALORI), teils noch nähere Betrachtung verdienen (WAGNER, JENSEN, HENNEBERG, BRODMANN, TRAMER, LÉBOUCQ, u.a.). Die Methoden lassen sich in drei Gruppen verteilen: Bei der ersten Gruppe wird die Gehirnofläche zwecks Messung mit verschiedenen geeigneten Stoffen belegt, so z.B. mit *Goldblattpapier* (WAGNER), *Stanniol* (JENSEN), oder *Seidenpapier* (BRODMANN, HENNEBERG). Bei der zweiten Gruppe sucht man die Gehirnoberfläche mittels eines chemischen Niederschlages und nachfolgender Titrierung (LÉBOUCQ) zu bestimmen. Bei der dritten Gruppe endlich wird die Oberfläche auf *kurvimetrischem* Wege (TRAMER, DAVISON, BRUMMELKAMP) bestimmt. Es scheint mir, dass die kurvimetrische Methode, welche unten noch

näher beschrieben werden wird, durch die leichte Erkennung des *Sulcus Rolandi* für unseren Zweck die geeignetste ist, weshalb ich sie in diesen Untersuchungen angewandt habe. Bevor ich auf meine eigenen Messungen eingehe, sei kurz resümiert, was in dieser Hinsicht von anderen Autoren geleistet worden ist. Leider berichten nur wenige Autoren über eine gesonderte Messung des Frontalhirns, und auf diese kommt es in dieser Untersuchung gerade an. Daher können nur recht wenige Literaturdaten verwendet werden; sie genügen aber insoweit, dass sich zeigt, dass die Resultate dieser Autoren mit unseren Befunden weitgehend übereinstimmen.

LEBOUCQ fand mit seiner chemischen Methode für die mittlere Oberfläche des Frontalhirnes bei:

<i>Troglodytes niger</i> :							
(4 Exempl.)	232.5	qcm;	bei e.	Gesamtoberfläche von	623.5	qcm	
<i>Pongo pygmaeus</i> :							
(1 Exempl.)	226	„ ; „ „	„	„	616	„	
beim Menschen:							
(1 Exempl.)	710	„ ; „ „	„	„	1924	„	

Aus diesen Zahlen ergibt sich folgendes Verhältnis der Frontalhirnoberfläche zur Gesamthirnoberfläche:

für <i>Troglodytes niger</i>	von	232.5	:	623.5	=	1	:	2.68;
„ <i>Pongo pygmaeus</i>	„	226	:	616	=	1	:	2.73;
„ den Menschen	„	710	:	1924	=	1	:	2.71.

Man erhält also bei diesen Organismen Verhältniswerte, die nur sehr wenig untereinander abweichen und daher als annähernd gleich erachtet werden können.

BRODMANN fand mit seiner Bedeckungsmethode einen etwas höheren Wert, nämlich:

bei Schimpansen	einen Verhältniswert von	1	:	3.27;
beim mikrozephalen Menschen	einen von	1	:	2.86;
beim normalen Menschen	einen von	1	:	2.97.

Auch hier ergeben sich also ziemlich gleiche Zahlen, wobei sich herausstellt, dass der Mikrozephale das anscheinend „edelste“ Gehirn besitzt, wegen der relativen Prävalenz seines Frontalhirns; vergewärtigt man sich aber die Schwierigkeiten, welche einer exakten Bedeckung des Gehirns mit Seidenpapier anhaften, so nimmt es nicht wunder, dass in den erhaltenen Zahlen eine gewisse Differenz zutage tritt, ohne dass sie einem wirklichen Unterschiede zugeschrieben zu werden braucht. Die hohe Zahl beim Mikrozephalen weist in die Richtung eines zufälligen Fehlers.

Die von mir angewandte Methode rührt von TRAMER her. Dieser Autor kam auf den Gedanken, die Oberfläche des Gehirns auf eine flache Ebene zu projizieren. Er benutzte dazu vollständige Reihen von Serienschritten. Der Umfang jedes Schnittes wurde einzeln mittels eines Kurvimeters ausgemessen. Die verschiedenen Längen, welche er in dieser Weise erhielt, wurden danach nebeneinander senkrecht auf eine Grundlinie gezeichnet, in Entfernungen, die den gegenseitigen Entfernungen der ausgemessenen Schnitten der Serie proportional waren. Danach wurden die Endpunkte

dieser senkrechten Linien durch eine vielfach gebrochene Linie miteinander verbunden. In dieser Weise erhielt er eine Ebene, die annähernd mit der wirklichen Gehirnoberfläche in bestimmter Weise proportional war.

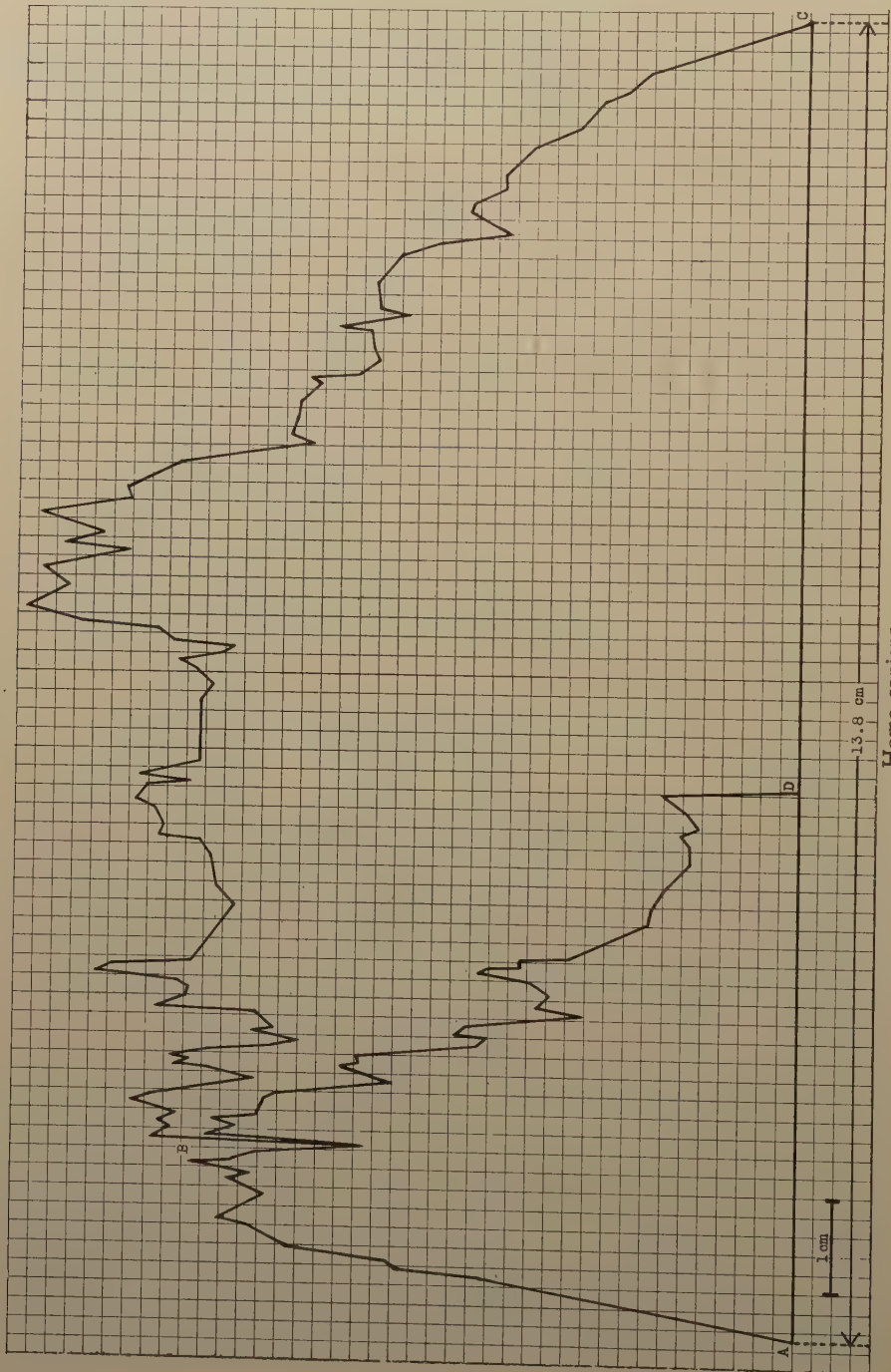
Es braucht kaum gesagt zu werden, dass auch diese Methode mit Fehlern behaftet ist. Erstens nenne ich die allgemein bekannte Tatsache, dass nicht alle Schnitte in genau derselben Weise von den fixierenden und färbenden Flüssigkeiten beeinflusst werden. Zweitens, dass beim Nachzeichnen und Ausmessen mittels des Kurvimeters kleine Fehler gemacht werden. Drittens, dass die Kuppe einer Rindenwindung eine geringe Dehnung, das Tal eine Ineinanderdrängung erfährt, wobei unsicher bleibt, ob diese beiden Erscheinungen einander die Wage halten. Es ist fraglich, ob die Annahme einer sogenannten isomorphen Schicht (VAN ERP TAALMAN KIP) hier Klärung bringt wegen der unsicheren Lage dieser Schicht. Schliesslich sei noch ein systematischer Fehler erwähnt. Wie gesagt, wurden die verschiedenen Längen der gemessenen Umfänge nebeneinander, in Entfernungen, die den gegenseitigen Entfernungen der ausgemessenen Schnitte entsprechen, senkrecht auf einer Grundlinie errichtet. Durch dieses Verfahren werden nicht die wirklichen, ich möchte sagen „geodätischen“ Abstände, zwischen den nachgezeichneten Zirkumferenzen verwendet, sondern ihre sagittalen Projektionen. Der Fehler, welcher hierdurch gemacht wird, wird aber bei gleichförmigen Körpern, wie den Gehirnen des Menschen und der höheren Affen, annähernd einen relativ gleichen Wert haben. Weil wir nun nicht auf absolute Zahlen hinauszielen, sondern uns mit Verhältnissen begnügen, dürfen wir erwarten, dass dieser systematische Fehler nicht allzu störend auf die erhaltenen Zahlen einwirken wird. Dass diese Vermutung zu Recht besteht, geht aus einer Vergleichung unserer Zahlen mit denen LEBOUQS und BRODMANNs hervor.

Dank dem freundlichen Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. C. U. ARIËNS KAPPERS, war ich in der glücklichen Lage, die Hirnschnitte einer grossen Anzahl sehr verschiedener Tierarten, welche als vollständige Serien im holländischen Zentral-Institut für Hirnforschung aufbewahrt werden, untersuchen zu können. Unter diesen Serien befanden sich eine vollständige Serie vom Menschen, und drei von höheren Affen, nämlich von *Pan* (Unterordnung der Catarrhina, Familie der Anthropomorphae), *Nemestrinus nemestrinus* (Unterordnung der Catarrhina, Familie der Cercopithecidae) und *Cebus fatuellis* (Unterordnung der Platyrrhina, Familie der Cebidae).

Es war nicht schwer, in dieser Sammlung von Schnitten jedesmal die Einschneidung des *Sulcus Rolandi* zu erkennen und in dieser Weise die Grenze zwischen Vorderlappen und dem übrigen Teil der Gehirnoberfläche festzustellen. Durch das Nachzeichnen des Umfanges der untersuchten Schnitte und gesondertes Ausmessen des Teiles, der dem Frontalhirn angehört, war ich nun imstande, die Oberflächenausdehnung des frontalen Neokortex und des Restes zu bestimmen. In den beigelegten Abbildungen (I, II, III, IV) sieht man, welche Figuren man in dieser Weise erhält. Die Gesamtfläche ABCD repräsentiert die ganze Oberfläche

des Neokortex, der Teil ABD diejenige des Frontalhirns. Die Linie BD kommt zustande durch die Verbindung der Punkte, welche in jedem Schnitt mit dem Boden des Sulcus Rolandi zusammenfallen und stellt somit die Flachprojektion des Sulcus Rolandi, und damit die Grenze zwischen Frontallappen und den Rest der Gehirnoberfläche dar.

I.



Homo sapiens

Die senkrechten Ausdehnungen sind um das Vierfache verkleinert.

Es wurden folgende Werte gefunden (es wurde jedesmal die Oberfläche der rechten Hälfte gemessen):

II.

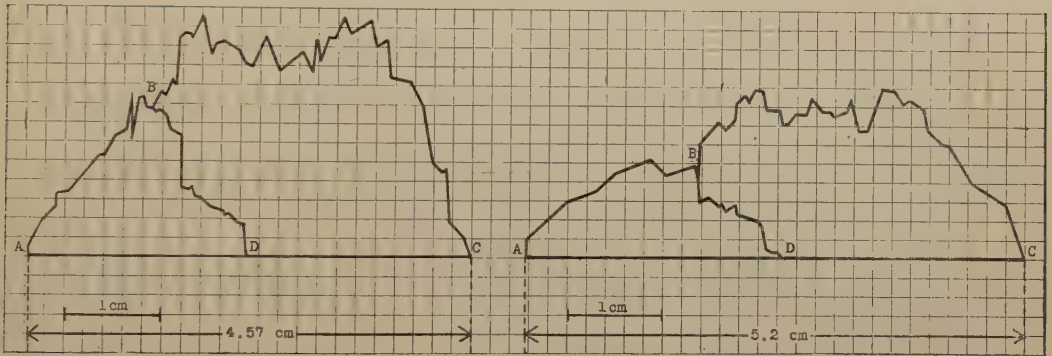


Pan

Die senkrechten Ausdehnungen sind um das Vierfache verkleinert.

III.

IV.



Nemestrinus nemestrinus

Die senkrechten Ausdehnungen sind um das Vierfache verkleinert.

Cebus fatuellis

Die senkrechten Ausdehnungen sind um das Vierfache verkleinert.

1. Mensch:

Gesamtoberfl. d. Neokortex 717.436 qcm; Oberfl. d. Fronthirns 188.958;

2. Pan:

Gesamtoberfl. d. Neokortex 221.99 qcm; Oberfl. d. Fronthirns 61.49 ;

3. Nem. nem.:

Gesamtoberfl. d. Neokortex 69.794 qcm; Oberfl. d. Fronthirns 18.393;

4. Cebus fat.:

Gesamtoberfl. d. Neokortex 55.037 qcm; Oberfl. d. Fronthirns 15.380.

Der mittlere Abstand zweier gemessenen Schnitte betrug beim Menschen 0.54 mm, Nemestrinus nemestrinus 0.56 mm, Cebus fatuellis 0.51 mm, Pan 2 mm.

Aus diesen Zahlen ergibt sich ein Verhältnis zwischen Frontaloberfläche und Gesamtoberfläche:

1. für den *Menschen* von 188.958 : 717.436 = 1 : 3.79;
2. für *Pan* von 61.49 : 221.99 = 1 : 3.61;
3. für *Nemestrinus nem.* von 18.393 : 69.794 = 1 : 3.79;
4. für *Cebus fatuellis* von 15.380 : 55.037 = 1 : 3.58.

Wir finden also beim Menschen und diesen höheren Affen einen annähernd gleichen Verhältniswert zwischen Frontaloberfläche und Gesamtoberfläche des Neokortex. Dass wir mit unserer Methode Werte erhalten, welche relativ und absolut etwas anders ausfallen wie die von BRODMANN und LÉBOUCQ gefundenen Werte ist m.E. hauptsächlich der Verschiedenheit der benutzten Methoden zuzuschreiben.

Ungeachtet dieser Differenz bleibt aber die Tatsache bestehen, dass LÉBOUCQ, BRODMANN und ich, innerhalb des Rahmens unserer eigenen Untersuchungen bleibend, einen annähernd gleichen Verhältniswert beim *Menschen*, *Mikrozephalen*, den *Anthropomorphen*: *Troglodytes niger*, *Pongo pygmaeus* und *Pan* (dem von mir untersuchten Tr. n.), und den *Simien*: *Nemestrinus nem.* und *Cebus fatuellis* finden, auf Grund dessen wir uns berechtigt fühlen, zu schliessen, dass in der Tat in der Gruppe dieser Primaten (also einschliesslich des Menschen), kein relatives Wachstum des Frontalhirns stattfindet, sondern im Gegenteil, der Verhältniswert zwischen frontaler und Gesamtoberfläche derselbe bleibt. *Der Gedanke eines elektiven Wachstums des Frontalhirns innerhalb der Gruppe der Primaten muss daher* (unter Ausschliessung der Prosimiae) *aufgegeben werden*; soweit wir jetzt feststellen können, gibt es ein solches Wachstum nicht. Vielmehr sehen wir, bei nahen verwandten Arten, ein gleichmässiges Wachstum aller Teile des Neokortex ¹⁾.

Die sehr grosse Formverwandtschaft, welche sich aus diesen Messungen für die genannte Gruppe ergibt, berechtigt uns, daran festzuhalten, dass

¹⁾ Die Untersuchung lehrt, dass ähnliche Bedingungen für andere Teilgebiete gelten. Aus den Untersuchungen von MICHAELS und DAVISON an der Rindenoberfläche des motorischen Kortex eines Affen (*Cebus hypoleucus*) und eines Menschen, ergibt sich, dass die Oberfläche dieses motorischen Gebietes bei *Cebus hypoleucus* 2.83 %, beim *Menschen* 2.80 % der Gesamtoberfläche beträgt. — HANS KREHT bestimmte das Volumen der grauen Masse der Rindenfelder 56—66 von 4 menschlichen Gehirnen und von *Simia satyrus*. Er fand beim *Menschen* je ccm Hirnmasse, 6.03 cmm, bei *Simia satyrus* 5.74 cmm motorische Hirnrinde. Da die Hirnrinden von *Simia satyrus* und beim Menschen annähernd gleich dick sind (MARBURG) und die Gesamtoberfläche bei diesen Arten dem Gehirngewicht proportional ist (BRUMMELKAMP), sind also die relativen Oberflächen der motorischen Rinde dieser Arten ebenfalls annähernd gleich. — Endlich fand ich, dass das Verhältnis zwischen den Rindenflächen, lateral und medial von der Fissura lateralis bei den an Grösse sehr verschiedenen *Ungulaten*: *Tragulus* und *Sus scrofa*, fast gleich ist, nämlich bezw. 2.08 : 1 und 2.02 : 1; dass also das von KRÜG beschriebene sogenannte Supinationsphänomen für diese Tiere jedenfalls nur scheinbaren Wert hat.

die Organismen dieser Gruppe nach einem einheitlichen, streng gebundenen Prinzip gebaut sind.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. BRODMANN, Neue Forschungsergebnisse der Großhirnrindenanatomie mit besonderer Berücksichtigung anthropologischer Fragen. Verh. d. 85 Ges. deutsch. Naturf. u. Aertze in Wien (1913).
 2. BRUMMELKAMP, Normale en abnormale hersengroei in verband met de cephalisatie-leer. Diss. Uitgave van de N.V. Hollandsche Uitgevers Maatschappij, Amsterdam (1937).
 3. HENNEBERG, Messung der Oberflächenausdehnung der Großhirnrinde. Journ. f. Psych. u. Neurol., **17** (1910—1911).
 4. JENSEN, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Großhirn und Geistesstörung an sechs Gehirnen geisteskranker Personen. Arch. f. Psych., **5** (1875).
 5. KREHT, Zur Volumengröße der architektonischen Felder 55—66 einiger menschlicher Gehirne im Vergleich zu der des Schimpansen und Orang-utan. Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch., **39**, 409—414 (1936).
 6. KRÜG, Ueber die Forschung der Großhirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie, **31**, 297 (1878).
 7. LEBOUQC, Le rapport poids-surface dans le cerveau des Singes. Extr. des Comptes rendus de l'Association des Anat., Prague, 2—4 Avril, 1928.
 8. ———, Le rapport entre le poids et la surface de l'hémisphère cérébral chez l'homme et les singes. Bruxelles (1928).
 9. MARBURG, Beiträge zur Kenntnis der Großhirnrinde der Affen. Arb. a. d. Neurol. Inst. Wien (1907).
 10. MICHAELS-DAVISON, Measurement of cerebral and cerebellar surfaces. Arch. of Neur. and Psych., June 1930, **23**, 1212—1226.
 11. TRAMER, Ueber Messung und Entwicklung der Rindenoberfläche des menschlichen Großhirns, mit Beitrag zur Kenntnis der Mikrocephalia vera. Arb. a. d. Hirn-Anat. Inst. in Zürich, X (1916).
 12. WAGNER, Massbestimmungen der Oberfläche des grossen Gehirnes. (1864). (Diss.).
-

Anatomy. — *The presence of a nucleus of BELLONCI in reptiles and mammals.* By J. L. ADDENS. (From the Dutch Central Institute for Brain Research, Amsterdam.) (Communicated by Prof. C. U. ARIËNS KAPPERS.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

In amphibians there is present in the thalamus an important correlation centre for olfactory, optic and somesthetic impulses. The first to see this nucleus was BELLONCI (1888), who described it in the frog (*Rana esculenta*) as the "vorderer, oberer Nucleus des Corpus geniculatum thalamicum".

Recently the nucleus in question with its connections has been studied in great detail by HERRICK, who in his paper on the optic tracts and centres of *Amblystoma* and the frog (1925) called it the nucleus of BELLONCI. Since BELLONCI's own term, apart from being too long, is not appropriate, this nucleus being no part of the corpus geniculatum laterale, HERRICK's term is preferable and has replaced that of BELLONCI.

For amphibians I have personally studied this nucleus in a transverse series of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) stained alternately after WEIGERT-PAL (counterstained by paracarmine) and VAN GIESON. Here the nucleus of BELLONCI as a well circumscribed mass of dense neuropil lies dorso-medial to the top of the large nucleus geniculatus lateralis, which has the same histological structure (fig. 1). The latter, however, begins somewhat more rostrally and continues farther backwards.

This neuropil, like that of the nucleus geniculatus lateralis, contains but few cells, almost all of these being situated outside it, viz., on its medial side. Thus it is not quite correct to speak of the neuropil in question as a nucleus, no more than in the case of the nucleus geniculatus lateralis. In the frog species studied here the neurons of the nucleus of BELLONCI have not segregated from the central gray, as, according to HERRICK (1925, '33a), they have done in *Rana pipiens*.

In the bullfrog, as was computed by measuring, the nucleus of BELLONCI is an ellipsoidal, or better spheroidal body, with the major axis directed sagittally. Consequently on cross-section it is round. The length of the minor axes of the spheroid is about half that of the major axis. In our example, as seems to be the case in anurans generally, the nucleus occupies a rather caudal position in the thalamus, being separated from the eminentia thalami by a considerable interval. In urodeles it lies more rostrally, immediately dorsocaudal to the eminentia thalami, and is less developed than in the anurans (HERRICK, 1925, '33). How its shape here exactly is, I could not gather from the literature.

The orocaudal extent of the nucleus of BELLONCI in the bullfrog is rather considerable, being about half that of the large nucleus geniculatus

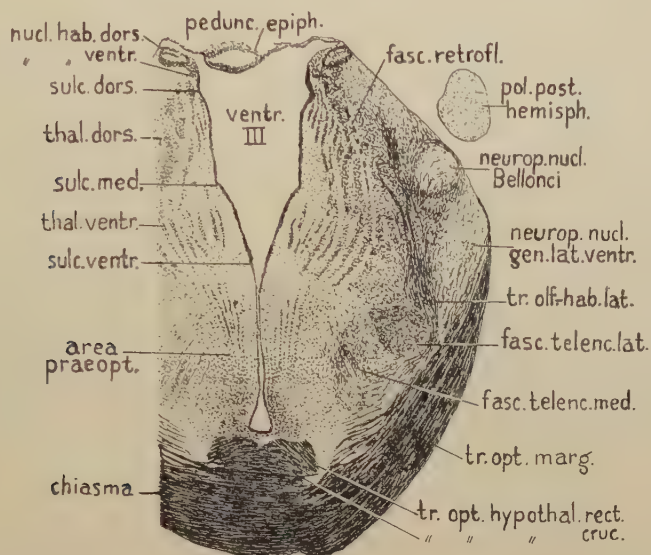


Fig. 1. *Rana catesbeiana*. Cross-section through middle of nucleus of BELLONCI, somewhat in front of middle of lateral geniculate. WEIGERT-PAL-paracarmine. $\times 25$. Tr. opt. hypothal. cruc., crossed hypothalamic optic tract; tr. opt. hypothal. rect., uncrossed hypothalamic optic tract (see FREY, 1938).

lateralis, which in its turn occupies half of the distance between the foramen Monroi and the commissura posterior.

In his extensive paper on the forebrain of *Necturus* HERRICK (1933) has given a summary of his findings up till then about the connections of the nucleus of BELLONCI in amphibians generally, to which I refer for particulars. Of the numerous tracts summed up there, I will only mention the stria medullaris and the optic tract. The efferent pathways have also been brought to light by HERRICK, though in urodeles only. They are as manifold as the afferent and comprise, for instance, fibres descending to the motor centres in the thalamo-peduncular system and a large tract going dorsally into the stria medullaris and habenula.

In the WEIGERT-PAL-paracarmine sections of the bullfrog at my disposal only two of the numerous connections summed up by HERRICK could be seen, viz., the optic tract and the tractus olfacto-habenularis lateralis (fig. 1). The latter arises in the preoptic area, ascends between the lateral forebrain bundle and the optic tract, and passes medial to the nucleus of BELLONCI. Probably it is just these two tracts which provide the principal afferent impulses to this nucleus in the frog. For the tractus olfacto-habenularis lateralis this is in accordance with the view of HERRICK (1925, 1933), who holds that the tractus olfacto-habenularis lateralis in both urodeles and anurans is the chief connection of the nucleus of BELLONCI.

As regards the optic connections, however, HERRICK states that they form but a relatively small part of the afferent supply of the nucleus in question. But for the bullfrog I doubt this greatly.

The question now presents itself whether the nucleus just discussed for the amphibians, and which is so well defined in these animals, especially in the anurans, is also represented in the other vertebrate classes. In our search for homologues, however, we shall for the time being confine ourselves to the amniotes, moreover, with the exclusion of birds.

Reptiles.

In the American alligator HUBER and CROSBY (1926) described in the foremost part of the thalamus a nucleus which they called the nucleus ovalis. It is this nucleus which I regard as the homologue of the nucleus of BELLONCI of amphibians. If this homology be right the term nucleus ovalis has to be dropped and replaced by HERRICK's term nucleus of BELLONCI, the latter having the priority over that of HUBER and CROSBY, since HERRICK's paper, in which he used this name for the first time, appeared one year (1925) before HUBER and CROSBY's (1926). Thus in the present paper the term nucleus of BELLONCI is used for the reptilian nucleus in question.

My own observations as regards reptiles hitherto were restricted to the Crocodilia, where the nucleus of BELLONCI (alias ovalis) is very distinct. The following series were at my disposal: a transverse WEIGERT-PAL-paracarmine series of the American alligator (*Alligator mississippiensis*), a transverse series of *Caiman sclerops* and a similar one of *Crocodylus porosus*, both stained alternately by the WEIGERT-PAL-paracarmine and VAN GIESON methods, and finally a sagittal series of *Caiman sclerops* stained by the same methods.

In the three forms investigated the relations of the nucleus of BELLONCI are nearly the same, so that a common description may be given. In the crocodilians this nucleus is an ellipsoidal mass of dense neuropil with relatively few cells in it, lying in the most anterior part of the thalamus enclosed within the ascending components of the stria medullaris (figs. 2a—d). In this neuropil, which stains intensely by paracarmine, the cells lie loosely packed, but are far more numerous than in amphibians, where, as we saw, they are very scarce within the neuropil, lying for the most part outside it, on its medial side. Here I may point to the close parallel existing between the nucleus of BELLONCI and the lateral geniculate as regards the evolution of their histological structure from amphibians to reptiles, as set forth for the lateral geniculate by HERRICK (see for particulars HERRICK, 1933a).

Caudally the nucleus of BELLONCI is immediately succeeded by the lateral geniculate, from which in the transverse series of the caiman and crocodile it could not be sharply differentiated. In the transverse series

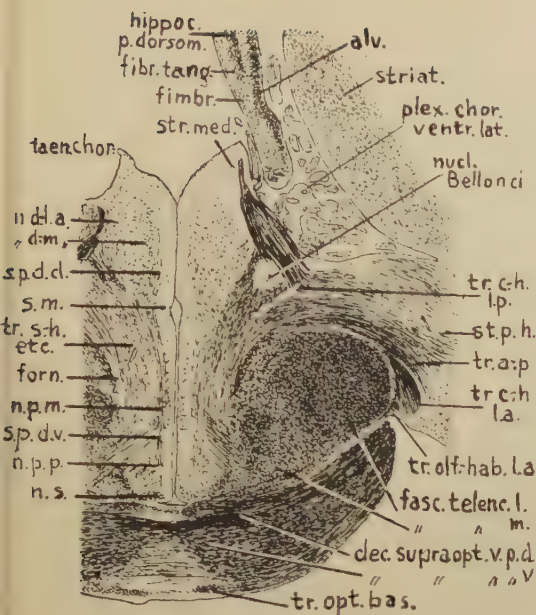


Fig. 2a.

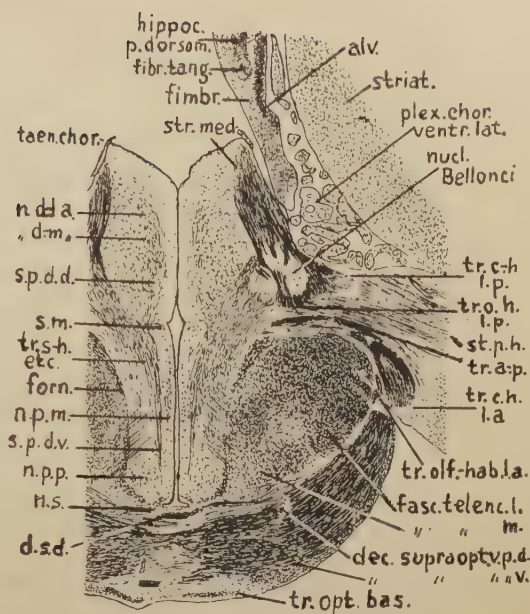


Fig. 2b.

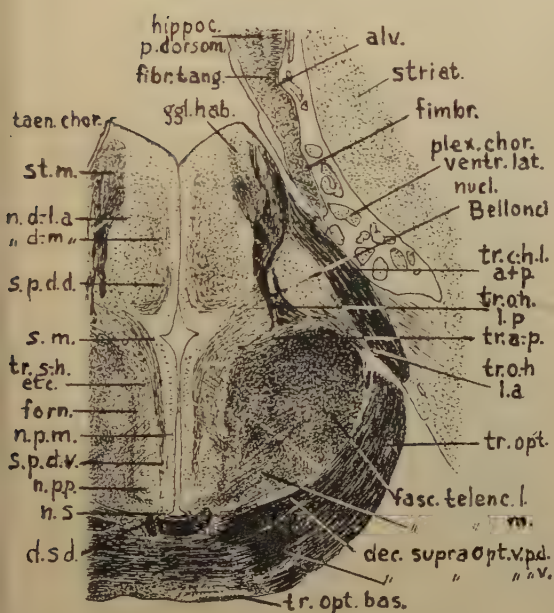


Fig. 2c.

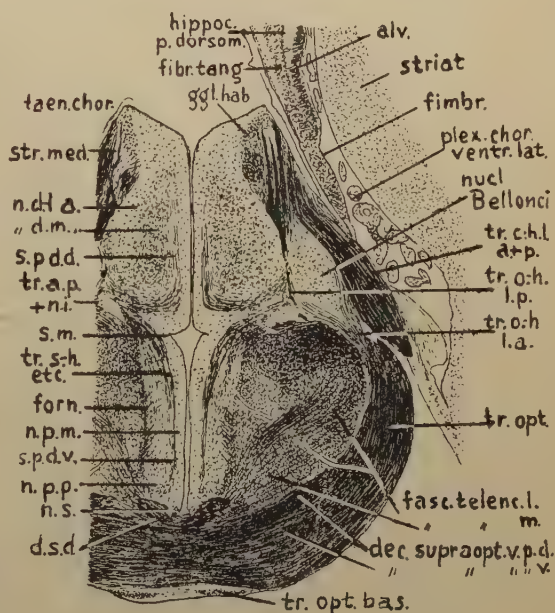


Fig. 2d.

Fig. 2 a—d. *Crocodilus porosus*. Nucleus of BELLONCI: cross-sections from before backwards through rostral part (a, b) and caudal part (c, d). WEIGERT-PAL-paracarmine. $\times 7$. d.s.d., decussatio supraoptica dorsalis; n.d.-l.a., nucleus dorsolateralis anterior; n.d.-m.a., nucleus dorsomedialis anterior; n.p.m., nucleus periventricularis magnocellularis; n.p.p., nucleus periventricularis parvocellularis; n.s., nucleus suprachiasmaticus; s.m., sulcus medius; s.p.d.d., dorsal diencephalic periventricular system; s.p.d.v., ventral diencephalic periventricular system; st.p.h., stria terminalis pars praeoptica et hypothalamica; tr.a-p., tractus amygdalo-praeopticus; tr.a.p. + n.i., tractus amygdalo-praeopticus with its interstitial nucleus; tr.c.-h.l.a. + p., tractus cortico-habenularis lateralis anterior + posterior; tr.c.-h.l.p., tractus cortico-habenularis lateralis posterior; tr.olf.-hab.l.a., tractus olfacto-habenularis lateralis anterior (= tractus olfacto-habenularis lateralis of Miss CROSBY, 1917); tr.o.-h.l.p., tractus-olfacto-habenularis lateralis posterior (= tractus olfacto-habenularis posterior of Miss CROSBY, 1917); tr.s.-h. etc., tractus septo-hypothalamicus, etc.

of the American alligator, however, it was possible to make out with some difficulty the boundary between these nuclei. From sagittal sections (Caiman, fig. 3) it is, however, perfectly clear that the nucleus of BELLONCI is a distinct body, entirely independent of the lateral geniculate. It is somewhat more elongated in crocodilians than in the frog and in them, moreover, the major axis of the ellipsoid lies obliquely in a transverse plane (figs. 2, 3), whereas in the frog, as described above, its direction is sagittal. Apparently in crocodiles the nucleus has turned through 90°. So the histological structure and shape of the nucleus in the frog and in the crocodilians are quite similar.

We go on to see whether there is any more evidence in favour of our view to be derived from the connections. HUBER and CROSBY do not describe or figure in detail the relationships of their nucleus ovalis to the neighbouring fibre tracts. They only say that it is situated between the tractus cortico-habenularis lateralis posterior and the stria terminalis (apparently the stria medullaris is meant), and that fibres from the tractus olfacto-habenularis medialis pass dorsal to the nucleus and appear to enter

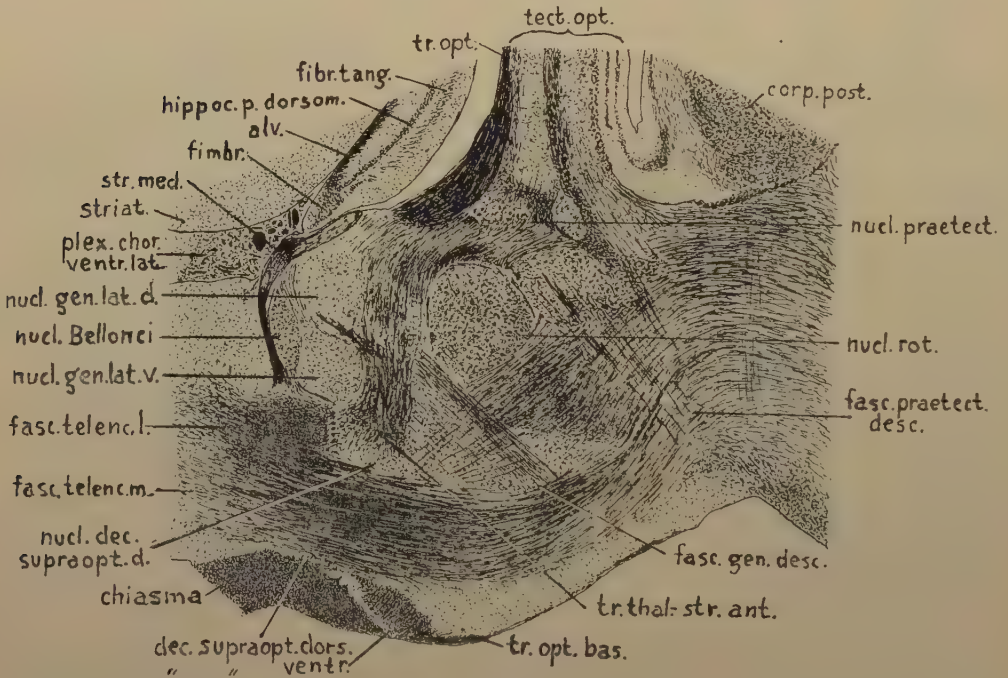


Fig. 3. *Caiman sclerops*. Sagittal section through nucleus of BELLONCI, a little medial to its middle, WEIGERT-PAL-paracarmine. $\times 12$.

it. Likewise collaterals from the tractus cortico-habenularis lateralis posterior turn in to it.

In all three crocodilians investigated by me the nucleus of BELLONCI is bordered laterally along its whole length by a thick sheet of nerve

fibres, formed by the fusion of the tractus cortico-habenularis lateralis anterior and posterior of Miss CROSBY (figs. 2a—d) (for a detailed and accurate account of the components of the stria medullaris in the Alligator see especially her paper of 1917). On the medial side of the nucleus of BELLONCI the tractus olfacto-habenularis lateralis posterior ascends to the stria medullaris. The chief afferent supply, however, of the nucleus of BELLONCI seems to be provided by the tractus olfacto-habenularis lateralis anterior (the tractus olfacto-habenularis lateralis of Miss CROSBY). This tract arises in the preoptic and hypothalamic regions and runs dorso-laterad between the lateral forebrain bundle and the optic tract. On reaching the basis of the nucleus of BELLONCI its fibres partly penetrate this nucleus, and partly embrace it, running to the stria medullaris on the inside of the combined tractus cortico-habenularis anterior and posterior, and tractus olfacto-habenularis lateralis posterior, respectively. The foremost part, however, of the medial side of the nucleus of BELLONCI is left free by the tractus olfacto-habenularis lateralis anterior and posterior, in the crocodile at least (figs. 2a, b), and here it is in contact with a mass of fine medullated fibres, made up of the tractus septo-hypothalamicus and olfacto-habenularis medialis, from which it very likely receives impulses. To this attention was already directed by KAPPERS (1938).

In addition, however, to the connections just described, which in the main are olfactory, the nucleus of BELLONCI may receive fibres of quite another nature. It is highly probable, though I cannot say it for certain, on the basis of my WEIGERT-PAL preparations, that optic fibres enter the nucleus along with the tractus olfacto-habenularis lateralis anterior.

Comparing this description of the so-called nucleus ovalis of crocodilians and its connections with that given for the nucleus of BELLONCI of the frog it will be conceded that the resemblances are so close that their homology may be deemed certain. The chief afferent supply, in both cases, is by the tractus olfacto-habenularis lateralis, and if in crocodilians optic fibres to the nucleus of BELLONCI were demonstrated with certainty, the connections would be the same. Further the histological structure is very similar and the shape almost identical. It is true, in the frog the nucleus lies more caudally, but in urodeles it has the same rostral position as in crocodilians.

It may now be reviewed what in reptiles, apart from crocodiles, there is recorded in the literature about the so-called nucleus ovalis. In *Sphenodon* CAIRNEY (1926) described a clearly defined nucleus ovalis, in position, shape and connections closely resembling that of crocodilians. It may be emphasized that CAIRNEY thinks it possible that this nucleus receives some fibres from the optic tract. This author has already pronounced the opinion that the nucleus ovalis may correspond with the nucleus of BELLONCI of amphibians. DURWARD (1930), in the same animal, described the histological structure of the nucleus ovalis.

KUHLENBECK (1931) found this nucleus in embryos of *Lacerta agilis* and *Crocodilus bitorcatus*. It develops from the ventral thalamus. Moreover, KUHLENBECK found it in adult turtles (*Chrysemys* and *Testudo graeca*), in which it likewise appears to belong to the ventral thalamus, being situated beneath the sulcus medius.

PAPEZ (1935), who like CAIRNEY (1926) has suggested the possibility of the homology of the nucleus ovalis and the nucleus of BELLONCI, has reported such a nucleus for turtles, especially *Chelone mydas*. Probably on the ground of KUHLENBECK's (1931) embryological findings he includes it in the ventral thalamus, though the position in the adult *Chelone* also points to this, the nucleus lying beneath the line traced as a prolongation of the prenuclear recess of the sulcus medius.

For our point of view it is significant that PAPEZ in silver preparations saw a conspicuous fibre bundle from the optic tract entering this nucleus. Finally it may be mentioned that, according to PAPEZ, the corpus geniculatum laterale pars superior of P. RAMÓN Y CAJAL and SHANKLIN in the chameleon is identical with the nucleus ovalis. In how far this statement is correct, I cannot enter upon now.

According to the above, the nucleus of BELLONCI seems to have been demonstrated for all reptilian orders, except snakes.

Mammals.

When studying a WEIGERT-PAL-paracarmine series of the aardvark (*Orycteropus aethiopicus*), in order to make a monograph of the thalamus of this animal, I noticed a little lateral to the nucleus parataenialis and embedded in the stem formed by the tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis a group of cells, which at first I took to be simply a splitt-off part of the nucleus parataenialis (fig. 4). So for the time being no further attention was paid to this matter. Examining, however, somewhat later, for the sake of comparison, a similar series of the rabbit, I was struck by the presence of a clear space in the combined tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateraris, immediately ventral to the rostral end of the nucleus anteroventralis (fig. 5), which on closer inspection appeared to be a distinct nucleus of small cells. Renewed study of the cell group noticed in *Orycteropus* now showed that it could better be differentiated from the nucleus parataenialis than I at first thought and, moreover, that it was composed by smaller cells than the latter. Apparently the nuclei in *Orycteropus* and the rabbit were the same, and I thought to have before me two cases of a nucleus at yet not described in mammals.

Professor KAPPERS, to whom I showed these findings, on the ground of the close similarity in position and shape, suggested that the nucleus in question might be the homologue of the nucleus ovalis described by HUBER and CROSBY in the American alligator. And a comparison between the figures of the aardvark (fig. 4) and the rabbit (fig. 5), on the one hand, with those of the crocodile (figs. 2a—d) on the other shows such a striking resemblance indeed between the nuclei under consideration that hardly any doubt is left about their homology. Following up this matter I then came to the conclusion that the nucleus ovalis of reptiles in its turn is the homologue of the nucleus of BELLONCI of amphibians. So our conclusions were arrived at in the reverse order of which they, for convenience of presentation, are put forward in the paper.

As aforesaid, when I first noticed the nucleus described above for the

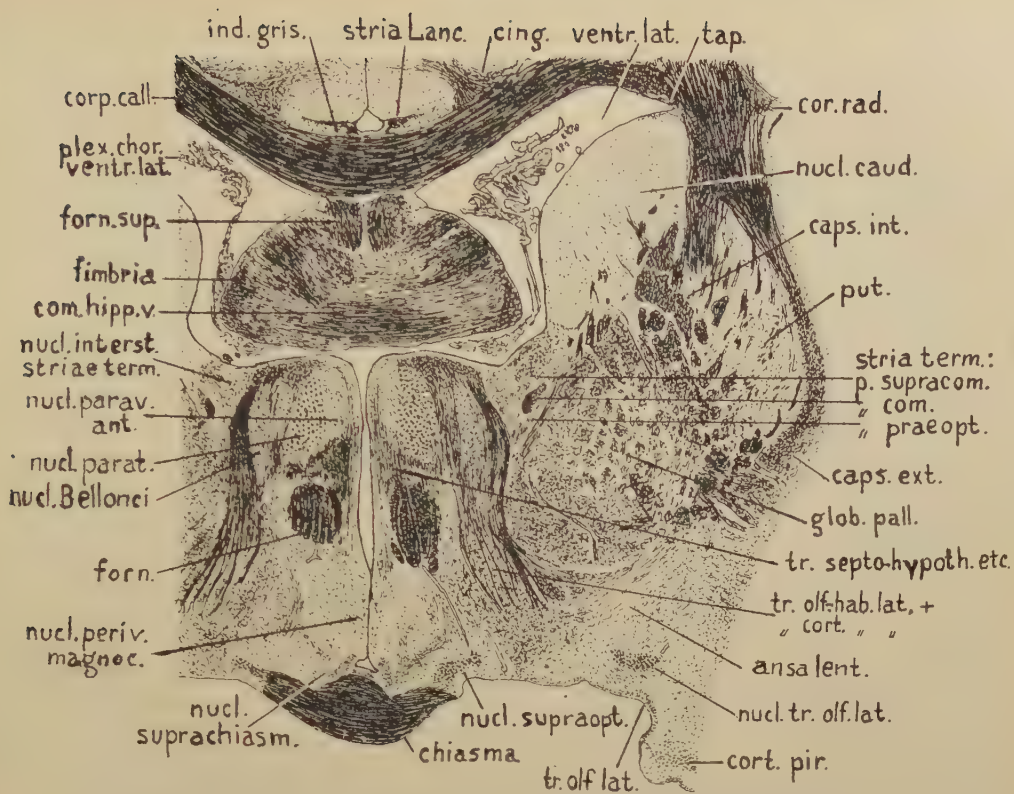


Fig. 4. *Orycteropus aethiopicus*. Cross-section through nucleus of BELLONCI, a little behind its middle and beginning of nucleus parataenialis. WEIGERT-PAL-paracarmine. $\times 4$.

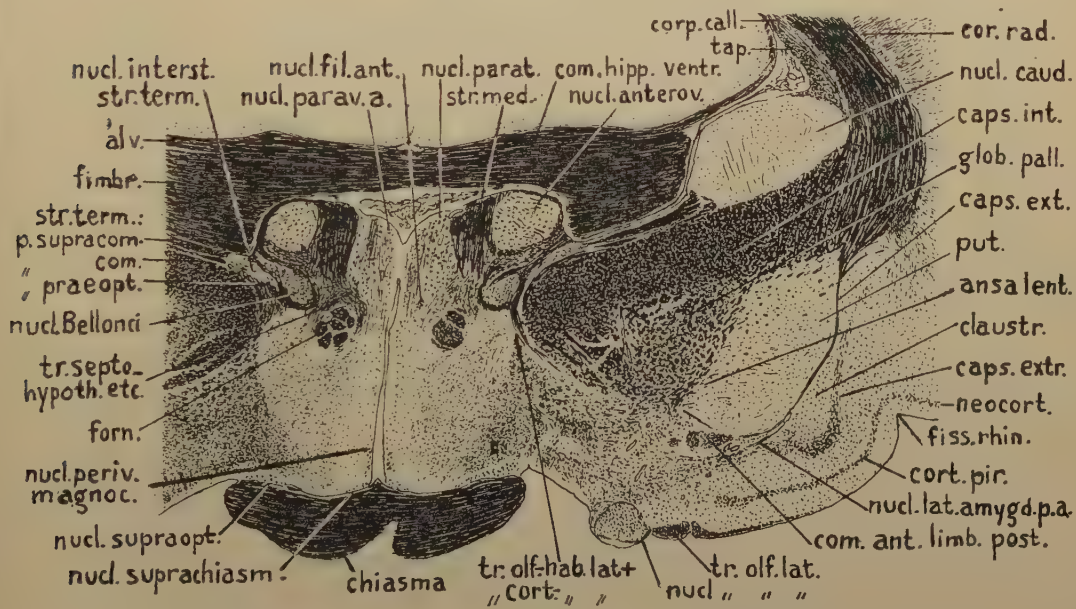


Fig. 5. *Rabbit*. Cross-section approximately through middle of nucleus of BELLONCI. WEIGERT-PAL-paracarmine. $\times 7$. com. ant. limb. post., commissura anterior limb posterior; nucl. lat. amygd. p. a., nucleus lateralis amygdalae pars anterior; nucleus paraventricularis anterior.

rabbit and aardvark, I thought that it was new, for mammals at least. A search through the literature, however, taught otherwise. In none of the numerous monographs on the thalamus of mammals which have appeared in recent years could I find, either in the text or in the figures, anything suggesting the presence of a nucleus as described here. But in a paper by YOUNG (1936) on the telencephalon of the rabbit I chanced upon a figure (fig. 25), relating to the guinea pig, in which a group of cells is depicted in the common stem of the tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis, just before it enters the stria medullaris, which undoubtedly corresponds with our nucleus. This cell group is not labelled by YOUNG, but in the text he describes it for the rabbit, calling it the encapsulated portion of the interstitial nucleus of the stria terminalis. According to YOUNG's own description, however, it is a quite distinct nucleus, whose cells are slightly smaller than those of the interstitial nucleus of the stria terminalis. Further he states that this cell group has certain resemblances with the nucleus ovalis of HUBER and CROSBY, and that it is apparently included with the anteromedial nucleus of the thalamus by MÜNZER and WIENER (1902). Regarding the latter, however, YOUNG is in error. Probably he bases his opinion on MÜNZER and WIENER's fig. 9, where on the right side the nucleus labelled as anteromedialis might be interpreted in YOUNG's sense. A comparison, however, with the series studied by us showed that this really is the rostral end of the nucleus anteromedialis.

In the literature dealing with the embryology of the mammalian thalamus I found another reference to the nucleus ovalis of HUBER and CROSBY. In the human embryo Miss GILBERT (1935) described and figured in the rostral part of the ventral thalamus a small mass of cells, which on the ground of its shape and position she homologizes with the nucleus ovalis of HUBER and CROSBY. An observation of Miss GILBERT regarding the connections of this cell mass is very significant in view of the homologies advocated by us. She found that it was entered by fibres splitting off from the optic tract. Unfortunately, however, she was not sure whether these were true optic fibres or derived from one of the supraoptic commissures.

Some details about the position, shape and connections of the nucleus of BELLONCI in the rabbit and aardvark may now be added to the general description already given.

Of the rabbit I examined a transverse series stained alternately by the WEIGERT-PAL-paracarmine and VAN GIESON methods and a transverse NISSL series stained by cresylviolet, kindly lent by Professor B. BROUWER.

The following description applies more particularly to the alternating WEIGERT-PAL-paracarmine and VAN GIESON series. Here, as stated at the outset, the nucleus of BELLONCI lies in the common stem of the tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis, immediately ventral to the rostral end of the nucleus anteroventralis and somewhat medial to the nucleus parataenialis (fig. 5). The rostral end of the nucleus

coincides with that of the nucleus anteroventralis, while the nucleus parataenialis extends somewhat farther forwards. Immediately caudal and somewhat lateral to the nucleus of BELLONCI the nucleus reticularis begins to appear. In the NISSL series studied, however, these relationships to the neighbouring nuclei are different. Here the nucleus is situated more dorsally, immediately beneath the stria medullaris.

As in anurans and crocodilians the nucleus of BELLONCI in the rabbit again is an ellipsoidal body, drawn out, however, dorsolaterally so as to acquire a peduncle (fig. 5 on the left side). The major axis of the ellipsoid lies obliquely in a transverse plane, the top of the nucleus being directed to the outside. Also in the crocodilians, as we saw above, the major axis lies in a transverse plane, but in them the top of the nucleus is directed to the inside. In anurans, on the contrary, the major axis is directed sagittally.

In the rabbit the cells composing the nucleus of BELLONCI, are small, smaller than those of the adjacent interstitial nucleus of the stria terminalis, and lie closely packed together.

The nucleus of BELLONCI being surrounded on all sides by the common stem of the tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis, it is but natural to suppose that it receives its main afferent impulses from them. Very probably, however, it synapses also, as in crocodilians, with the mass of fine medullated fibres lying medial to it, which is composed by the tractus septo-hypothalamicus and olfacto-habenularis medialis. Further the presence of a peduncle directed towards the interstitial nucleus of the stria terminalis suggests that the nucleus of BELLONCI may receive impulses from this nucleus or from the stria terminalis itself. A connection with the optic tract could not be demonstrated in the rabbit. Nor could any efferent pathway be found.

Of the aardvark (*Orycteropus aethiopicus*) only a transverse WEIGERT-PAL-paracarmine series was at my disposal. Here the nucleus of BELLONCI, as in the NISSL series of the rabbit, lies high up in the combined tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis, immediately beneath the stria medullaris (fig. 4). It is situated lateral to the nucleus parataenialis, but for about half its length extends in front of the latter. Caudally it ends approximately where the nucleus anteroventralis begins. As in the other forms described the nucleus of BELLONCI of *Orycteropus* is an ellipsoidal body. The major axis, as in crocodilians and the rabbit, lies in a transverse plane but is directed vertically, whereas in the latter it is directed obliquely. A peduncle, as present in the rabbit, is lacking. As in the rabbit the cells are small, smaller than those of the adjacent nucleus parataenialis, and lie closely packed together. Judged by its situation the nucleus may receive impulses from all components of the stria medullaris, and also from the tractus septo-hypothalamicus. Optic connections could not be demonstrated in the aardvark, any more than in the rabbit.

Until now I have made no systematic search throughout mammals regarding the occurrence of the nucleus of BELLONCI. But the presence of

the nucleus in so widely diverging orders as rodents (rabbit, guinea pig), Tubulidentata (*Orycteropus*) and primates (human embryo) suggests that it is of general occurrence among mammals.

Concluding my observations on the occurrence and relations of this nucleus in mammals, attention may be directed to the consequences the demonstration of a nucleus of BELLONCI in these animals has for the interpretation of the nuclei of the foremost part of the dorsal thalamus in reptiles. This has already been set forth by KAPPERS (1938), who homologizes the reptilian nucleus dorsomedialis anterior and dorsolateralis anterior with the mammalian nucleus paraventricularis anterior and paraaenialis, respectively. A comparison especially of fig. 4 of the aardvark with fig. 2 of the crocodile will bring this out. Proceeding from lateral to medial, we find first in both animals, surrounded in either case by the ascending components of the stria medullaris, the nucleus of BELLONCI, then in the mammal the large-celled nucleus paraaenialis and in the reptile the large-celled nucleus dorsolateralis anterior, and finally in the mammal the small-celled nucleus paraventricularis anterior and in the reptile the small-celled nucleus dorsomedialis anterior. The resemblances are so close that the homology of these nuclei would seem very plausible.

For want of space I cannot enter now on other interpretations than that advocated here, either of the nucleus of BELLONCI of amphibians or the nucleus ovalis of reptiles, as proposed by LE GROS CLARK (1932), HERRICK (1933) and PAPEZ (1935). Attention may be drawn, however, to some points of a more general importance.

First the question, to which part of the thalamus the nucleus of BELLONCI belongs, may briefly be discussed. In amphibians its development is not known, but from its dorsal position, apparently above the sulcus medius (fig. 1), one might infer that it has to be included in the dorsal thalamus, as is actually done by HERRICK (1933). Also in crocodilians (figs. 2a—d) the nucleus would seem to lie above the sulcus medius. But in reptiles, as already intimated in our survey of the literature on this group, according to KUHLENBECK (1931) it develops from the ventral thalamus. Miss GILBERT (1935) found the same for the human embryo. Moreover, in adult turtles (KUHLENBECK, 1931; PAPEZ, 1935) the nucleus is situated beneath the sulcus medius. So the nucleus of BELLONCI, notwithstanding its dorsal position, has to be reckoned with the ventral thalamus.

Noteworthy features of the nucleus of BELLONCI are the geometrical regularity, and constancy of its shape. From amphibians to mammals it is an ellipsoid. This constancy of shape, during such a long evolutionary history, like the geometrical regularity remarkable in itself, suggests that shape besides the generally recognized criteria for the homology of nuclei: position in the adult, embryological development, connections and histological structure may also be used as such.

Summary.

It is maintained, especially on the ground of a comparison of the relations in amphibians with those in crocodilians, that the nucleus ovalis of reptiles is the homologue of the nucleus of BELLONCI of amphibians.

In the rabbit and in the aardvark (*Orycteropus aethiopicus*) a nucleus is described, lying in the common stem of the tractus olfacto-habenularis lateralis and cortico-habenularis lateralis, which is interpreted in the same way.

LITERATURE.

- BELLONCI, J., Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **47**, 1—46 (1888).
- CAIRNEY, J., A general survey of the forebrain of *Sphenodon punctatum*. *Journ. Comp. Neur.*, **42**, 255—348 (1926).
- CLARK, W. E. LE GROS, A morphological study of the lateral geniculate body. *British Journ. Ophthalm.*, **16**, 264—284 (1932).
- CROSBY, E. C., The forebrain of *Alligator mississippiensis*. *Journ. Comp. Neur.*, **27**, 325—402 (1917).
- DURWARD, A., The cell masses in the forebrain of *Sphenodon punctatum*. *Journ. Anat.*, **65**, 8—44 (1930).
- FREY, E., Studien über die hypothalamische Opticuswurzel der Amphibiën. I. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.*, Amsterdam, **41**, 1004—1014 (1938).
- GILBERT, M. S., The early development of the human diencephalon. *Journ. Comp. Neur.*, **62**, 81—115 (1935).
- HERRICK, C. J., The amphibian forebrain. III. The optic tracts and centers of *Amblystoma* and the frog. *Ibid.*, **39**, 433—489 (1925).
- , Id. VI. *Necturus*. *Ibid.*, **58**, 1—288 (1933).
- , The evolution of cerebral localization patterns. *Science*, **78**, 439—444 (1933a).
- HUBER, G. C. and E. C. CROSBY, On thalamic and tectal nuclei and fiber paths in the brain of the American alligator. *Journ. Comp. Neur.*, **40**, 97—227 (1926).
- KAPPERS, C. U. ARIËNS, De striatale bestanddeelen van den dorsalen thalamus. *Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*, Jaargang **82**, III, 4011—4016 (1938).
- KUHLENBECK, H., Ueber die Grundbestandteile des Zwischenhirnbauplans bei Reptilien. *Morphol. Jahrb.*, **66**, 244—317 (1931).
- MÜNZER, E. und H. WIENER, Das Zwischen- und Mittelhirn des Kaninchens und die Beziehungen dieser Teile zum übrigen Centralnervensystem, mit besonderer Berücksichtigung der Pyramidenbahn und Schleife. *Monatsschr. Psychiatr. und Neurol.*, **12**, 241—279 (1902).
- PAPEZ, J. W., Thalamus of turtles and thalamic evolution. *Journ. Comp. Neur.*, **61**, 433—475 (1935).
- YOUNG, M. W., The nuclear pattern and fiber connections of the non-cortical centers of the telencephalon of the rabbit. *Ibid.*, **65**, 295—401 (1936).

Medicine. — *The systematic arrangement of fibres in capsula interna, thalamus opticus and pes pedunculi.* By J. DROOGLEEVER FORTUYN. From the Neurological Institute, Wilhelmina Gasthuis. (Communicated by Prof. B. BROUWER.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

During recent years the connections between the optic thalamus and the cerebral cortex have been thoroughly investigated. The facts found add to a deeper understanding of the structure of the former. Our more exact knowledge of the connections of the various thalamic nuclei grants us a better insight into their functional significance.

In the neurological institute of the University of Amsterdam various parts of the cerebral cortex of the rabbit's brain have been removed, partly by Prof. Dr. B. BROUWER, partly by myself. Thirty experiments were performed. The animals were killed 14 days after the operations and the brains were treated after MARCHI. Extirpation of different parts of the cortex causes degenerations in different parts of the optic thalamus. In the course of this investigation it appeared to be inevitable to describe once more the anatomy of the normal brain, while the nomenclature of the nuclei was brought in harmony with modern conceptions. We followed closely WINKLER and POTTER's (28) and D'HOLLANDER's (16) description of the rabbit's brain while also other publications, especially those of GURDJIAN (14), RIOCH (23) and LE GROS CLARK (8—12) were consulted. In my thesis (6) a description and discussion of the optic thalamus is to be found, illustrated with photographs of ten transverse sections stained after WEIGERT-PAL. The results of my experiments dealing with the connections of the nuclei are given in fig. 1.

A more extensive discussion does not lie in the scope of this article which intends to deal exclusively with certain facts of a more general character.

The investigations of the past 15 years largely confirmed and completed the findings of several previous investigators, especially of VON MONAKOW. We will discuss one point however where the conclusions do not agree. VON MONAKOW (20) as well as WINKLER (27) stresses the fact that the projection of the thalamus on the cerebral cortex shows a certain degree of overlapping. Recent experiments in rats, rabbits and higher animals corroborate the assumption that the anatomical thalamic units, the nuclei, are connected one by one with anatomical cortical units, the areas of BRODMANN, CAMPBELL, VOGT, e.a. Moreover much evidence exists of a strict spatial arrangement of the whole fibre system connecting telencephalon and diencephalon. This may be expressed in one general formula:

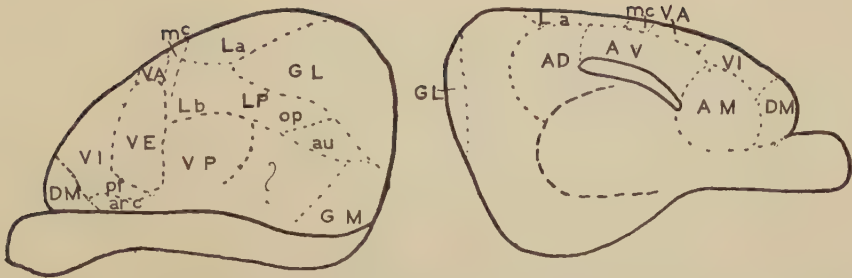


Fig. 1. The cortical fields of projection of the thalamic nuclei in the rabbit.

Nucleus

Field of projection on the cortex

(according to BRODMANN (3) and ROSE (24).)

AM N. antero-medialis

Area 32; part of area 24 dorsal to the former.

ROSE: IRa α , IRba, IRca.

AD N. antero-dorsalis

Area 29 b and c.

AV N. antero-ventralis

Area 23 and 24.

DM N. dorso-medialis

Area 8 and 12; oral part of area 6. On the medial surface of the hemisphere area 12 and 6.

N. para-medialis

Oral part of the medial surface of the hemisphere.

VA N. ventralis pars anterior

Between the dorsal end of area 1 + 3 and area 24.

VE N. ventralis externus

Area 1 + 3.

VI N. ventralis internus

Area 4 and 4 + 6.

Arc N. ventralis pars arcuata

Caudal part of area 8; part of area 13 + 16 ventral to area 1 + 3.

ROSE: a11, I1, I2.

pf N. parafascicularis

Ventro-caudal part of area 6; ventral extremity of area 1 + 3.

ROSE: dorsal part of I1.

VP N. ventralis pars posterior

Ventral part of area 5 and 5 + 7; probably extending ventrally over area 13—16.

ROSE: oral part of area parietalis 5; oral part of 13.

Lb N. lateralis b

Dorsal part of area 5 + 7.

ROSE: area parietalis 3, area parietalis 4.

La N. lateralis a

Area 29d, part of area 7 between area 5 + 7 and area 17.

ROSE: Rsg β , area parietalis 3 + area striata.

mc N. magnocellularis

Dorsal part of area 5.

LP N. lateralis pars posterior
op pars optica

Part of area 7 ventral to area 17.

ROSE: oral part of area occipitalis.

au pars auditiva

Dorsal part of area 21.

ROSE: caudal part of area occipitalis.

GL Corpus geniculatum externum

Area 17.

ROSE: area striata.

GM Corpus geniculatum internum

Area 20.

N. supra-geniculatus

Area 21?

Lobus superior et N. profundus

Area 21?

N. praetectalis

Caudal half of the cortex.

fibres, originating from adjacent parts of the cortex terminate in adjacent parts of the thalamus. This formula enables us to discuss various experimental findings from one point of view. In the first place the formula expresses the fact, that adjacent cortical areas project to adjacent thalamic nuclei. WALLER (25) called attention to this fact some years ago. D'HOLLANDER and STOFFELS (17) and GEREBTZOFF (7) worked it out for the rabbit. From this follows a similarity between the topographical relations of a nucleus with its surrounding nuclei and those of its field of projection with the neighbouring cortical areas. Thus a conformity is suggested between the structural pattern of the thalamus and of the cerebral cortex (exposed extensively for the rabbit by D'HOLLANDER, STOFFELS and GEREBTZOFF).

Another experimental fact may be deduced from our formula: the systematic arrangement of the fibre connections between cerebral cortex and thalamus opticus also applies to each cortical area and its corresponding nucleus. The postcentral area as a whole is connected with the nucleus ventralis externus. Within this area we can separate a centre for the arm and one for the leg connected with two separate parts of the nucleus ventralis externus, thus representing the arm and the leg centre in the thalamus. Minute lesions within a cortical area lead to circumscribed degeneration within the corresponding nucleus. This was found to apply to the corpus geniculatum externum already some years ago (V. HEUVEN (15), BIEMOND (1), POLJACK (21), LE GROS CLARK and PENMAN (13), LASHLEY (18), BODIAN (2), POLJACK and REY HAYASHI (22)). A so-called "point-to-point-projection" of the corpus geniculatum externum to the area striata is proved to exist. A similarly differentiated projection of the other nuclei is getting more and more probable. In my experiments not in all nuclei the fields of degeneration are circumscribed. So in the lateral geniculate body, in the ventral nucleus and in the anteroventral nucleus sharp boundaries were seen, corresponding to circumscribed lesions of the cortex. But in other nuclei, such as the anterodorsal nucleus and in the lateral nuclear mass circumscribed fields of degeneration were often but not always found. The differences between the various nuclei can be frequently explained by the different course of the fibres from the cortex: so frontal lobe fibres are often cut obliquely; hence a more diffuse destruction of the connecting system. Our researches on the rabbit with the MARCHI technic lead to the assumption of a sharp projection to all thalamic nuclei, similar to the projection of the geniculate body.

In higher animals this has not been proved. WALKER (26) describes a "laminar" projection in the dorso-medial nucleus of the monkey. According to this author the areas of the various parts of the body represented in the thalamus probably show an overlap, especially in antero-posterior direction. It seems possible to me that diffuse degeneration in the thalamus is often caused by diffuse damage of the cortex. The consequences of even minor lesions are brought to sight easier by MARCHI sections than by NISSL sections. Although WALKER does not assume a point-to-point-projection

of all cortical areas, he describes a "strictly spatially organised arrangement" of all fibres in the Macacus.

We come to the next point. If we follow the fibres parting from the cortex in oro-caudal arrangement the above mentioned formula compells us to expect a certain arrangement in their thalamic endings. Such an arrangement is indeed found to exist. I found degeneration in the *medial* part of the thalamus following lesions in the *frontal* pole, whereas lesion of the *occipital* pole results in degeneration in the *lateral* part of the thalamus. Fronto-occipital arrangement in the cortex corresponds to medio-lateral arrangement in the thalamus. The area frontalis is connected with the dorso-medial nucleus situated next to the midline, whereas the occipital area is connected with the lateral geniculate body which has a lateral position in the thalamus. The connections of the interjacent cortical areas shift in between and end in the ventral and lateral nuclei.

The same systematisation — and this is a remarkable and interesting fact — has been known for a long time to hold true for the various groups of fibre bundles forming the pes pedunculi. DEJERINE (5) worked this out in man. The pes pedunculi may be divided in segments. The medially situated segment contains fibres from the frontal lobe, laterally to this the fibres from the pre-central cortex join; follow the fibres from the postcentral cortex, next those from the parietal cortex and finally extremely laterally the fibres from the temporal and occipital cortex proceed.

So there appears to exist an analogy between the arrangement of the corticofugal fibres to the thalamus opticus and those to the pes pedunculi.

In addition to the medio-lateral system of projection there is a dorso-ventral systematisation of corticofugal fibres in the thalamus. The *dorsal* part of the senso-motor area projects to a *dorsal* part of the ventral nuclear group i.e. the nucleus ventralis anterior; whereas the *insular* regio projects to the *ventrally* situated pars arcuata. According to the above mentioned formula, an analogous systematisation holds true for the connections of each cortical area and their mode of termination in the corresponding nucleus.

In the pes pedunculi again the same arrangement is found: *dorsally* situated cortical lesions cause degeneration in the *dorsal* fibre groups of the peduncle; insular lesions give rise to degeneration in the *ventral* part of the peduncle. Only in the oral parts of the peduncle this localisation is evident, further caudally the fibres of the pes pedunculi intermingle.

Until now we considered two of the three dimensions of the thalamus: the medio-lateral and the dorso-ventral axis. The third, antero-posterior, axis is also subject to systematisation though in a somewhat different way: so the dorsally originating corticofugal fibres end in the anterior part of the thalamus, the ventrally originating fibres in the posterior thalamic parts. So we see that the nucleus ventralis anterior is situated in the anterior

part of the thalamus, the nucleus ventralis pars arcuata in the posterior part of the thalamus.

Following extirpation of parts of the cortex and staining after MARCHI one will find constantly a strict correspondence between the localisation of MARCHI degeneration in the thalamus and in the peduncle. Not only my

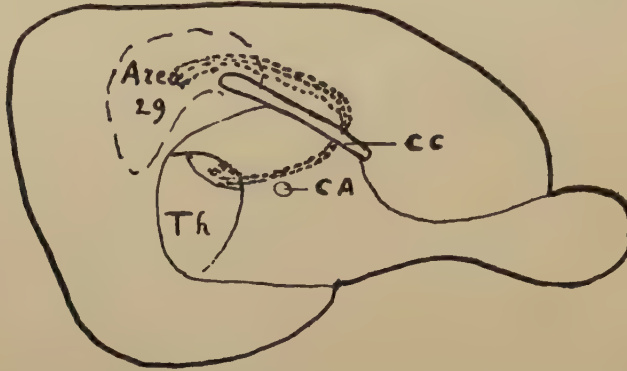


Fig. 2. The projection fibres of Area 29 (retrosplenialis) do not take the shortest route to the thalamus. They run dorsal to the corpus callosum, then bend laterally in a plane oral to the diencephalon. CC Corpus callosum. CA Commissura anterior. Th Thalamus.

own illustrations but also those of LEBLANC (19) and of LE GROS CLARK (11) prove this correspondence.

The connections of the regio cingularis above the corpus callosum need further comment. Fibres from the caudal part of the regio cingularis run via the cingulum orally and bend laterally and ventrally in a plane anterior to the diencephalon (see fig. 2). Probably this remarkable course may be deduced from the phylogenetic development of the callosum, which originally runs together with the commissura anterior. In higher mammals the callosum and regio cingularis extend backwards. The course of the connecting fibres expresses both facts.

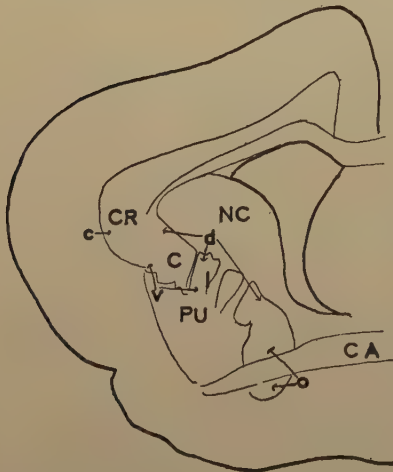


Fig. 3. Arrangement of fibres in the capsula interna (CI) from oral (o), caudal (c), dorsal (d) and ventral (v) parts of the cerebral cortex. CR Corona radiata. CA Commissura anterior. NC Nucleus caudatus. PU Putamen.

bordered laterally by fibres from the sensory and parietal cortex. The

The systematic arrangement of the whole cortico-thalamic fibre system is reproduced in the composition of the capsula interna (see fig. 3). Frontothalamic fibres run medially in this capsule. Fibres from the motor cortex join dorso-laterally and they are

dorso-ventral arrangement is also evident: fibres from the cingular regio run dorso-medially, bordering the caudate nucleus; those from the insular region run along the ventro-lateral side of the capsula interna adjacent to the putamen and the globus pallidus. From the composition of the capsula interna not only the topography of the cortical areas but also of the thalamic nuclei and of the pes pedunculi may be deduced.

The geniculate bodies differ from the remainder of the thalamic nuclei in their topography and in their connecting system.

A large lesion of the occipital cortex encroaching upon the parietal area causes a diffuse field of degeneration in the thalamus, which does not respect the boundaries of the lateral geniculate body but spreads over the lateral nuclear mass. The ventral nucleus however is spared although the nucleus ventralis posterior and the lateral geniculate body are neighbouring structures. Consequently here adjacent thalamic nuclei are not projected to adjacent cortical areas. A transverse section stained after WEIGERT-PAL shows a strong fibre mass separating these two nuclei (see fig. 6). This mass contains fibres connecting the cortex with the lateral geniculate body: they bend laterad to end in this body. The optic tract running along the surface probably only conducts retinal fibres and cortico-pretectal resp. cortico-tectal fibres. Without any doubt the lateral geniculate body is provided with fibres on its medial side, contrary to the remainder of the thalamic nuclei which receives its fibres on its lateral and ventral side from the formatio reticularis and lamina medullaris ventralis. The cortical radiation to the thalamus differs from the cortical radiation to the metathalamus not only in respect to its ending, as described above, but also in the arrangement of the connecting fibres. We may exemplify these differences in opposing the "frontal" radiation to the "occipital" radiation. The following characteristics may be noted:

1. In the mantle the fronto-thalamic radiation forms compact bundles. There is no inner and outer sagittal layer. The optic fibre system on the other hand is spread along the ventricle as a thin band; the fibres run parallel and in transverse sections show an inner and outer sagittal layer containing corticofugal, resp. corticopetal fibres. This arrangement facilitates the possibility of circumscribed experimental and pathological lesions. This gives us the opportunity for a detailed study of this fibre system which for the larger part consists of optic fibres. The primary detection of a finer systematisation of the optic fibre system for this reason may be not fortuitous.

2. The frontal radiation is surrounded by the components of the corpus striatum: the caudate nucleus is situated medially, the globus pallidus and the putamen laterally. The cortico-geniculate radiation, however, runs in a retrolenticular position. The first is "enclosed" by the striatum, the latter "escapes" it and shows the spreading mentioned sub 1.

3. The frontal radiation enters the diencephalon running in oro-caudal

direction. The occipital radiation runs orally first, then turns sharply in a medial direction to reach the diencephalon.

4. After entering the diencephalon the frontal fibres reach the dorso-medial nucleus on its ventral and *lateral* side; the occipital fibres reach the geniculate body on its ventral and *medial* side. Points 3 and 4 are the consequences of one and the same principle (see figs. 4 and 5). In fig. 4

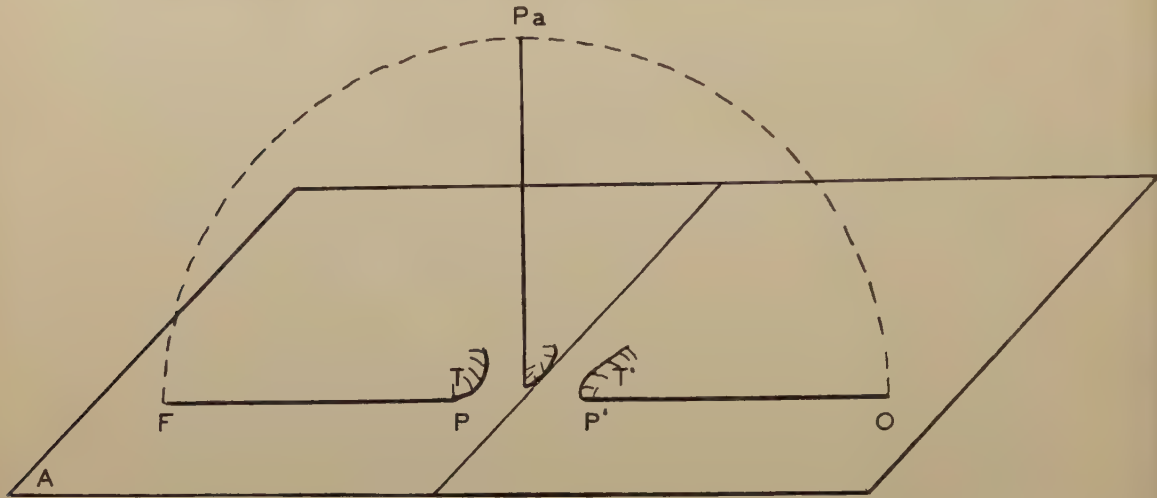


Fig. 4. Scheme of the cortico-thalamic radiation. FPT' Fronto-thalamic fibres. Pa Parieto-thalamic, OP'T' Occipito-thalamic fibres.

the frontal radiation is represented by the curve F P T in a horizontal plane A. F is the frontal pole, P the entrance to the diencephalon, T the place of ending in the thalamus. Within the bend P T the nucleus dorso-medialis may be figured. The curve is open frontally. We get the representation of the occipital radiation by rotation of the curve F P T in a

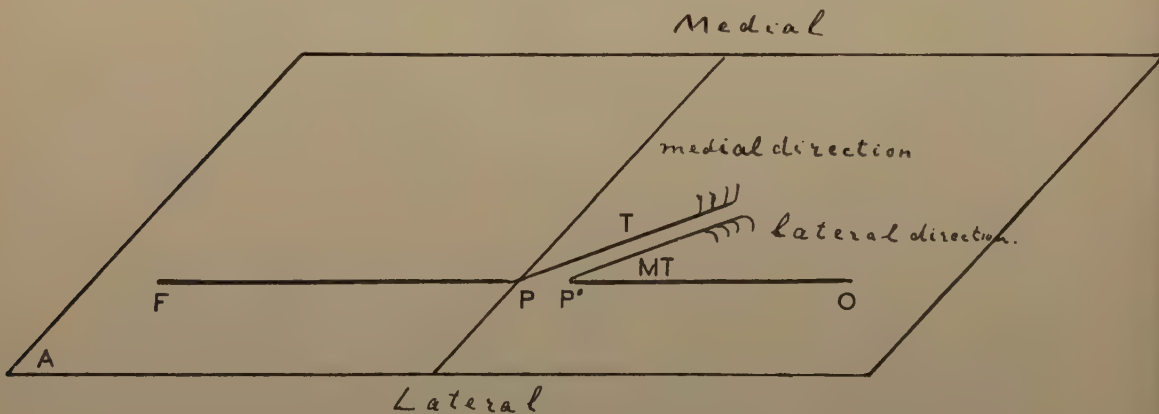


Fig. 5. Scheme of the cortico-thalamic radiation in the rabbit. O P' MT' Occipito-(meta)thalamic fibres.

perpendicular plane until the horizontal plane is reached again. This state is represented by the curve $O P' T'$. Once again the nucleus concerned — i.e. the lateral geniculate body — is found within the bend $P'T'$, this time concave towards the occiput. In the rabbit the fronto-thalamic fibres describe an obtuse angle at their entrance in the diencephalon, whereas the occipito-metathalamic fibres turn sharply. Therefore the next figure approximates the real proportions more closely. It is evident that the fibre supply of the dorsomedial nucleus is medially directed, the supply of the lateral geniculate body laterally (see fig. 5).

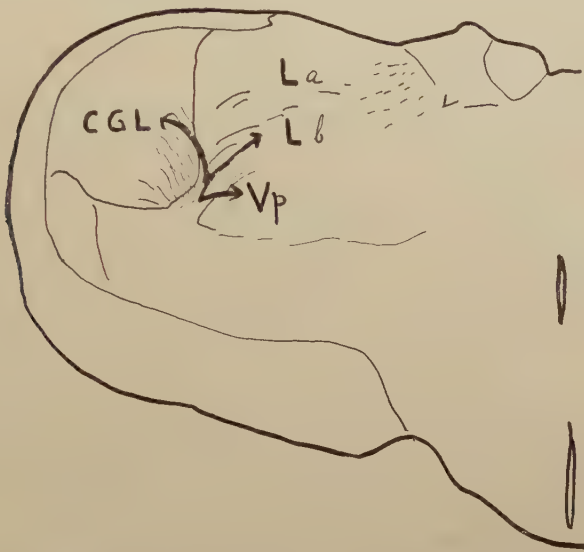


Fig. 6. Transverse section of caudal part of the thalamus. The arrows indicate the direction of the entering fibres. In the phylogenetic development the lateral geniculate body remains on the lateral side of the entering fibres; it becomes expelled and rotated in a direction as indicated by the arrow pointing to the lateral side. CGL Lateral geniculate body, La Nucleus lateralis a, Lb Nucleus lateralis b, Vp Nucleus ventralis pars posterior.

Here a frontal and an occipital radiation are opposed. The remainder of the corticothalamic radiation is pushed in between these two, following for the greater part the frontal, for a smaller part the occipital principle. The connections of the senso-motor and of the parietal cortical areas belong to the former group: fibres from the temporal fields to the latter, leading to a fibre supply of the medial geniculate body on its medial side. Presumably the parieto-occipito-temporal connections to a part of the lateral nuclear mass join this group.

This interpretation throws a light upon the migration of the geniculate bodies in the phylogenetic evolution. The direction of the entering fibres indicates the direction of outgrowth of the posterior thalamic parts. The development of the posterior lateral nucleus to the pulvinar in primates involves an expulsion of the lateral geniculate body laterally and ventrally.

This body remains on the lateral side of the entering fibres. At the same time a rotation takes place (see fig. 6). BROUWER and ZEEMAN (4) found this rotation as a results of their investigations of the different parts of the lateral geniculate body as connected with different quadrants of the retina in monkeys and rabbits. The authors write: "The question now arise wether we can find an analogy with lower animals, for example with rabbits. This is possible if we accept the proposition that the corpus geniculatum externum during its phylogenetic development is not only shifted outwards but is also turned ninety degrees on itself". Our analysis of the structure of the thalamus leads to the same conclusion.

The attempt to correlate the telencephalic and diencephalic course of the cortico-thalamic fibre system stresses the analogous development of telencephalon and diencephalon. Change of the direction of fibre course within one involves a change within the other. Many of these facts may be formulated in terms of neurobiotaxis. Prof. ARIËNS KAPPERS who kindly discussed the subject with me, drew my attention to the fact that the cortico-geniculate fibres take the same course as the cortico-tectal fibres, which represent a very old optic connection. These fibres, running medial to the lateral geniculate body, may determine the route of the cortico-geniculate fibres that consequently have to turn laterally to reach this body. The lateral situation of the latter apparently is determined by the course of the optic tract, the most primitive position of the lateral geniculate body in fishes and amphibians being found always close to the superficially running optic tract in the lateral part of the diencephalon.

Summarizing the above mentioned facts we conclude that the patterns of the cortical surface, of the capsula interna, the thalamus opticus and the pes pedunculi are similar. On the other hand evidence is brought forward for a differentiation of the whole fibre system in two parts: the connections of the frontal, senso-motor and parietal areas are surrounded by the striate body and terminate in the thalamus sensu strictiori. The connections of the occipital, temporal and perhaps of the neighbouring parts of the parietal cortex run retrolenticularly to the metathalamus and to the posterior part of the lateral nucleus. It is tempting to attach a physiological meaning to this differentiation: the anterior part of the cerebral cortex serving motor functions, the posterior part being indispensable for the transmission of optic and auditive stimuli. It may be that the increased spreading of the posterior parts has something to do with a higher degree of local differentiation of sensory mechanics (see also POLJACK (21)).

REFERENCES.

1. BIEMOND, A. Experimenteel-anatomisch onderzoek omtrent de corticofugale optische verbindingen bij aap en konijn. Dissertatie, Amsterdam (1929).
2. BODIAN, D. The projection of the lateral geniculate body on the cerebral cortex of the Opossum *Didelphys Virginiana*. *Journal of Comp. Neurol.*, 62, 469 (1935).

3. BRODMANN, K. Vergleichende Localisationslehre der Grosshirnrinde. Barth., Leipzig (1909).
 4. BROUWER, B. and W. P. C. ZEEMAN. The projection of the retina in the primary optic neuron in monkeys. *Brain*, **49**, 1 (1926).
 5. DEJERINE, J. Anatomie des centres nerveux. Rueff et Cie., Paris (1901).
 6. DROOGLEEVER FORTUYN, J. Experimenteel-anatomisch onderzoek over de verbindingen van de schors naar den thalamus opticus van het konijn. Dissertatie, v. Gorcum en Cie., Assen, Holland (1938).
 7. GEREBTZOFF, M. A. Systématisation des connexions thalamo-corticales. *La Cellule*, **46**, 7 (1937).
 8. LE GROS CLARK, W. E. The thalamus of *Tupaia Minor*. *Journ. of Anatomy*, **63**, 177 (1929).
 9. ——— Studies on the optic thalamus of the Insectivora. *Brain*, **52**, 334 (1929).
 10. ——— The structure and connections of the Thalamus. *Brain*, **55**, 406 (1932).
 11. ——— An experimental study of the thalamic connections in the rat. *Philosoph. Transactions of the Roy Soc. of London. Series B*, **222**, 1 (1932).
 12. ——— The medial geniculate body and the nucleus Isthmi. *Journ. of Anat.*, **67**, 536 (1933).
 13. LE GROS CLARK, W. E. and G. G. PENMAN. The projection of the retina in the lateral geniculate body. *Proc. of the Roy. Soc. of London, B*, **114**, 291 (1934).
 14. GURDJIAN, E. S. The diencephalon of the albino rat. Studies on the brain of the rat No. 2. *Journ. of Comp. Neur.*, **43**, 1 (1927).
 15. HEUVEN, G. J. VAN. Corticale optische projectie by de Java-aap. Dissertatie, Amsterdam (1927).
 16. HOLLANDER, F. D'. Recherches anatomiques sur les couches optiques. *Le Névraxe*, **15**, 471 (1913).
 17. HOLLANDER, F. D' et J. STOFFELS. Nouveau procédé de localisation pour les recherches sur le cortex cérébral. *Journal belge de Neurol. et de Psych.*, **1** (1937).
 18. LASHLEY, K. S. The mechanism of vision VIII. The projection of the retina upon the cerebral cortex in the rat. *Journ. of Comp. Neurol.*, **60**, 57 (1934).
 19. LEBLANC, L. Recherches sur la systématisation des voies cortico-thalamiques. *La Cellule*, **38**, 353 (1928).
 20. MONAKOW, C. VON. Ueber einige durch Exstirpation circumscripiter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen des Kaninchengehirns. *Arch. f. Psych.*, **12**, 141 and 535 (1881).
 21. POLJACK, S. The main afferent fiber systems of the cerebral cortex in primates. University of California Press (1932).
 22. POLJACK, S. and REI HAYASHI. The cerebral representation of the retina in the Chimpanzee. *Brain*, **59**, 51 (1936).
 23. RIOCH, D. MC K. Studies on the diencephalon of Carnivora. *Journ. of Comp. Neur.*, **49**, 1 (1931).
 24. ROSE, M. Cytoarchitektonischer Atlas der Grosshirnrinde des Kaninchens. *Journ. f. Psych. u. Neur.*, **43**, 353 (1931).
 25. WALLER, W. H. Topographical relations of cortical lesions to thalamic nuclei in the albino rat. *Journ. of Comp. Neur.*, **60**, 237 (1934).
 26. WALKER, A. E. The Primate Thalamus. University of Chicago Press (1938).
 27. WINKLER, C. Handboek der Neurologie, **5**, De Erven Bohn, Haarlem (1933).
 28. WINKLER, C. and A. POTTER. An anatomical guide to experimental researches of the rabbit's brain. W. Versluys, Amsterdam (1911).
-

Medicine. — *Le kation Mg^{++} et la lyse de *Bacterium megatherium* par le Bactériophage antimegatherium.* Par P. C. FLU. (Communicated by Prof. J. VAN DER HOEVE.)

(Communicated at the meeting of October 29, 1938.)

Des recherches au sujet de la marche de la lyse de *Bacterium megatherium* par le bactériophage megatherium dans les milieux d'Uschinsky et de Fraenkel ont donné les résultats suivants.

Le *Bacterium megatherium* 899, la souche spontanément lysogène, isolée par DEN DOOREN DE JONG se développe à souhait dans ces milieux, cependant d'une façon plus proliférante et plus forte dans le milieu d'Uschinsky que dans celui de Fraenkel. Le bactériophage naît dans ces milieux pendant cette période de croissance aussi après qu'on a fait à plusieurs reprises de nouvelles transmissions sans qu'on ait intercalé d'autres milieux.

La souche de *Bacterium megatherium* 338 que j'ai rendue lysogène¹⁾ se développe également dans ces deux milieux, mais moins bien dans celui de Fraenkel que dans celui d'Uschinsky. Tandis que le bactériophage naît toujours chez 338 lorsque cette souche est cultivée dans le milieu d'Uschinsky et également dans de nombreuses transmissions faites dans ce milieu, la formation du bactériophage est imparfaite dans les cultures préparées dans le milieu de Fraenkel. Il est le plus souvent impossible de démontrer par la lyse l'existence du bactériophage dans un milieu liquide au bout de quelques passages à travers ce milieu. En ces cas-là il est quelquefois possible de constater la présence du bactériophage en examinant le milieu au sujet de formation de plages.

On constate nettement la différence entre ces milieux lorsqu'on fait passer la lyse de *Bacterium megatherium* 338 lysable dans les milieux d'Uschinsky et de Fraenkel. Tandis que la lyse se fait à souhait dans le milieu d'Uschinsky et que dans les transmissions en séries le bactériophage s'accroît toujours, la lyse dans le milieu de Fraenkel évolue mal, pour cesser le plus souvent après la première transmission, quelquefois après la seconde, mais toujours après la troisième. Comme il résulte des recherches le bactériophage disparaît du milieu.

La composition des milieux d'Uschinsky et de Fraenkel tels que je m'en suis servi dans mes recherches est la suivante:

¹⁾ P. C. FLU, Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. und Infektionskr., **120**, 1—15 (1931).

USCHINSKY:	Sulfate de magnésie	0.2 g
	Chloride de calcium	0.1 g
	Asparagine de soude	3.4 g
	Lactate d'ammonium	6.— cmc
	Phosphate de potassium	2.— g
	Chloride de soude	5.— g
	Glycérine	30.— cmc
	eau dist. ajoutée	1000.— cmc
pH = 7.5		

FRAENKEL:	Phosphate de soude	2.— g
	Lactate d'ammonium	6.— g
	Asparagine	4.— g
	eau dist. ajoutée	1000.— cmc
pH = 7.5		

Le milieu de Fraenkel se distingue donc de celui d'Uschinsky par l'absence de glycérine et la carence de sels.

STASSANO et DE BEAUFORT¹⁾ et après eux BORDET²⁾ et BORDET et RENAUX³⁾ ont insisté sur le fait que la lyse ne se produit pas chez certains bactériophages en l'absence de l'ion de calcium et BORDET a démontré en outre que les souches lysogènes continuent à former ce bactériophage également dans un milieu dépourvu de calcium. Ils ont cependant constaté que le bactériophage produit par ces souches n'est pas capable de lyser des souches de bactéries dans un milieu dépourvu de calcium. BORDET croit voir dans ce fait une preuve de sa théorie que le bactériophage est un produit du microbe, puisque BORDET et RENAUX disent: „L'aptitude à produire ce principe (le bactériophage) est inscrite dans la trame du microbe, elle est inhérente à sa physiologie”⁴⁾.

Or les milieux synthétiques de Fraenkel et d'Uschinsky offraient un excellent moyen de rechercher si en effet le Ca^{++} remplissait dans la lyse de megatherium le rôle qu'il aurait dû jouer, d'après BORDET, dans la lyse de *Bacterium shiga*, produit par le bactériophage du *Bacterium coli* lysogène de CARÈRE et LISBONNE⁵⁾.

Au cours d'une recherche j'avais constaté que dans le bouillon oxalaté de BORDET (bouillon Martin ordinaire auquel on a ajouté 1 p.m. d'oxalate de soude), le *Bacterium megatherium* 899 continuait à produire après plus de 20 transmissions le bactériophage et tout aussi bien que dans le bouillon ordinaire.

¹⁾ H. STASSANO et A. G. DE BEAUFORT, C. R. Hebd. d. 1. Soc. d. Biol., **93**, 1380 (1925).

²⁾ J. BORDET, C. R. Hebd. Soc. d. Biol. **94**, 403 (1925).

³⁾ J. BORDET et E. RENAUX, Ann. d. l'Inst. Pasteur, **42**, Année, No. 11, 1283—1335 (1928).

⁴⁾ p. 1320, l.c.

⁵⁾ Compt. rend. Soc. de biol., **88**, 724 (1923).

La souche lysogène que j'avais préparée faisait la même chose, mais les plages étaient si petites qu'on ne pouvait les distinguer nettement qu'en se servant d'une loupe. Il parut alors que dans une concordance parfaite avec les faits constatés par BORDET et RENAUX la lyse du *Bacterium megatherium* 338 sensible par le bactériophage de mégatherium ne se produisait pas dans le bouillon oxalaté et que déjà après la quatrième transmission en séries le bactériophage avait disparu complètement des filtrats.

Des milieux d'Uschinsky et de Fraenkel avec ou sans MgSO_4 ou CaCl_2 ont été infectés de *Bacterium megatherium* 338 sensible et avec 0.2 cmc d'une suspension de bactériophage megatherium. J'avais obtenu la suspension du bactériophage en suspendant une souche de 20 heures de *Bacterium megatherium* 899 lysogène dans de l'eau distillée et en filtrant cette suspension à travers la bougie filtrante Chamberland L_3 .

Après un séjour de 16 heures à une température de 37 centigrades le contenu des tubes fut filtré et on a examiné le filtrat de la même manière. Comme je savais qu'en filtrant à travers des bougies Chamberland L_3 des suspensions de bactériophages dans des solutions salées, le bactériophage est adsorbé, on avait mélangé le milieu synthétique avec un dixième de la quantité de bouillon, avant de procéder à la filtration. Puis on a étalé 0.1 cmc du filtrat sur une plaque de gélose peptonisée enduite de 338 sensible et on a compté à l'aide de la „pipe” les plages qui s'étaient formées. On trouvera le résultat ci-dessous.

TABLEAU I.
Influence de MgSO_4 sur l'évolution de la lyse et de la formation de plages de *Megatherium* par le Bactériophage.

Caractère du milieu où a lieu la lyse de *Bacterium megatherium* 338 sensible au moyen de bactériophage megatherium.

	USCHINSKY	USCHINSKY + MgSO_4 - CaCl_2	USCHINSKY + CaCl_2 - MgSO_4	USCHINSKY - CaCl_2 - MgSO_4	FRAENKEL	FRAENKEL + MgSO_4	FRAENKEL + CaCl_2
1	~	≡	20	20	25	≡	85
2	≡	≡	0	0	0	≡	0
3	~	≡	0	0	0	≡	0

0 = point de plages

≡ = érosion complète de la couche de microbes.

Des expérimentations réitérées ont donné toujours le même résultat avec de légères variations, c.-à-d. que dans un milieu où le Mg^{++} faisait défaut, le bactériophage de megatherium n'était pas capable de résoudre le megatherium 338 sensible et qu'en transmettant les filtrats le bactériophage disparaissait.

On constate que non seulement le Ca^{++} ne jouait aucun rôle dans la lyse, mais qu'il semblait même exercer une influence défavorable.

Un examen plus approfondi au sujet des quantités minima de MgSO_4 qu'il faut ajouter à des milieux de culture privés de Ca^{++} et de Mg^{++} , comme ceux de Fraenkel, afin de les rendre propres au développement de la lyse, ont appris que tandis que la lyse était complète lorsqu'on avait ajouté 0.0005 N MgSO_4 et que le bactériophage se multipliait aussi sur le mégatherium 338 quand on le transmettait dans des milieux contenant ces éléments, la lyse tout comme la multiplication du bactériophage n'avaient pas lieu quand on n'ajoutait que 0.0001 N.

On ne pouvait se passer d'un minimum de 60 mg de MgSO_4 par litre de Fraenkel et également par litre des autres milieux pour assurer la marche normale de la lyse. Des recherches postérieures ont appris que c'est le kation et non pas l'anion qui joue le rôle spécifique.

Tandis qu'on ne pouvait remplacer la magnésie par aucun des autres kations qu'on a examinés à ce sujet (Co^{++} , Cu^{++} , Al^{+++} , Sr^{++} , Fe^{++} , Fe^{+++} , Cd^{++} , Ca^{++} , Ba^{++} , La^{++} , Ce^{++}), l'évolution de la lyse se passait tout aussi bien quand on se servait de MgCl_2 , MgJ_2 et MgC_2O_4 que lorsqu'on prenait MgSO_4 .

En rapport avec le fait que dans le bouillon de culture oxalaté la lyse de megatherium 338 ne se présente pas, l'influence de l'oxalate de magnésie exigeait une analyse plus approfondie. J'avais constaté au cours d'une recherche sur l'influence des anions sur des bactériophages suspendus dans l'eau distillée que $\text{C}_2\text{O}_4^{--}$ surtout exerçait une influence fortement délétère sur les bactériophages.

On examina l'influence de $\text{C}_2\text{O}_4^{--}$ de la façon suivante. On ajouta à 100 cmc des solutions du sel dans de l'eau distillée une certaine quantité d'une suspension de bactériophage megatherium dans l'eau distillée (voyez plus haut p. 1158) jusqu'à ce qu'il y eût à peu près 1000 bactériophages par 0.1 cmc du liquide. Immédiatement après ceci et aussi lorsque les liquides mélangés de bactériophages avaient reposé des laps de temps différents par une température de 26 centigrades, on faisait l'épreuve du bactériophage de 0.1 cmc en ajoutant 0.5 cmc d'une suspension de Megatherium 338 sensible, vieille de 20 heures dans du bouillon. On étalait 0.2 cmc de ce mélange (bactériophage et suspension de microbes sur la gélose peptonisée, qui avait été versée préalablement dans des écuelles de Petri.

Voici le résultat d'une de ces expérimentations (Tableau II).

0.01 N. oxalate de soude contient 800 mg du sel par litre et ce degré de concentration a une influence délétère sur le bactériophage, influence nettement perceptible après une expérimentation telle que nous venons de la décrire. Cette influence est due entièrement à l'anion.

L'oxalate de magnésie n'exerce aucune influence délétère sur le bactériophage même dans la solution la plus fortement concentrée aqueuse qui soit possible, c.-à-d. de 300 mg par litre. Si l'on prend comme solvant

TABLEAU II.

Influence de l'oxalate de soude sur le bactériophage megatherium.

Caractère du liquide qui a influencé le bactériophage	Nombre de bactériophages par 0.1 cmc après séjour à une température de 36 centigrades pendant			
	0 heure	3 heures	6 heures	24 heures
Aqua destillata PH 7,2	1204	970	663	694
0.250 N. Oxalate de soude	1204	92	22	0
0.125 N. Oxalate de soude	1204	6	1	0
0.05 N. Oxalate de soude	1204	2	0	0
0.02 N. Oxalate de soude	1204	0	0	0
0.01 N. Oxalate de soude	1204	522	223	4

le milieu de culture de Fraenkel on constate au contraire que la production augmente (cf. Tableau III).

TABLEAU III.

Influence favorable de la magnésie oxalatee sur la lyse du bactériophage megatherium.

Caractère du liquide	Nombre de bactériophages par 0.1 cmc		
	Immédiate	1e transmission	2e transmission
FRAENKEL + 300 mg. MgC_2O_4 + Meg. 338 lysable + bactériophage	350	\cong	\cong
FRAENKEL + 200 mg. MgC_2O_4 + Meg. 338 lysable + bactériophage	65	\cong	\cong
FRAENKEL + 100 mg. MgC_2O_4 + Meg. 338 lysable + bactériophage	110	\cong	\cong
FRAENKEL + 50 mg. MgC_2O_4 + Meg. 338 lysable + bactériophage	215	65	10
FRAENKEL + 100 mg. $MgSO_4$ + Meg. 338 lysable + bactériophage	225	550	~
FRAENKEL + sec. + Meg. 338 lysable + bactériophage	344	70	0

Par l'addition d'oxalate de soude jusqu'à une quantité de 1 gm par litre au milieu de Fraenkel qu'on a rendu propre à la lyse en la mélangeant d'oxalate de magnésie, on rend le milieu impropre à ce même but (cf. Tableau IV).

TABLEAU IV.

Abolition de l'influence favorable de MgC_2O_4 sur la formation du bactériophage par l'addition de $Na_2C_2O_4$.

Caractère du milieu	Nombre de bactériophages en 0.1 cmc du liquide		
	Immédiate	Après la 1e transmission	Après la 2e transmission
FRAENKEL + 300 mg $MgOx.$ + 1 pm $NaOx.$ p. litre	360	570	0
FRAENKEL + 200 mg $MgOx.$ + 1 pm $NaOx.$ p. litre	550	95	0
FRAENKEL + 100 mg $MgOx.$ + 1 pm $NaOx.$ p. litre	570	85	0
FRAENKEL + 50 mg $MgOx.$ + 1 pm $NaOx.$ p. litre	600	20	0
FRAENKEL + 100 mg $MgOx.$	490	\cong	\cong

Je voudrais relever encore une chose avant de résumer les conclusions auxquelles je suis arrivé après cette partie de mes recherches.

Une expérimentation m'a appris que le milieu de Fraenkel n'exerce point d'influence délétère sur les bactériophages qui s'y trouvent en suspension. Cependant on constate en filtrant les lysats de megatherium 338 à travers de bactériophages dissous en milieu de Fraenkel que le nombre des bactériophages ne diminue pas en proportion de la dilution qui a lieu par suite des transmissions, mais que ce nombre diminue du coup à la première transmission pour descendre jusqu'à 0 à la seconde transmission.

Il m'a paru qu'il faut attribuer ce phénomène à l'adsorption des bactériophages par les bactéries. Cette adsorption a lieu aussi bien par les bactéries vivantes que par celles qui ont été tuées, aussi bien dans les milieux sans magnésie que dans ceux où il y a de la magnésie.

Je conclus de ce qui précède:

a. que de tous les kations examinés seul le Mg^{++} est indispensable pour la lyse de megatherium lysosensible 338 par le bactériophage megatherium;

b. que par suite de l'addition de l'oxalate de soude le Mg^{++} est éliminé et n'opère plus comme kation libre;

c. que dans un milieu privé de Mg^{++} le 338 sensible adsorbe le bactériophage.

L'adsorption des bactériophages par les microbes sensibles préside à la lyse.

J'ai constaté que n'importe quel microbe est capable d'adsorber les bactériophages même lorsque les bactériophages ne peuvent pas dissoudre les microbes en question, mais l'adsorption par les microbes sensibles est

beaucoup plus vigoureuse et cause quelquefois, si l'adsorption se fait par des microbes sensibles morts, la disparition totale des bactériophages.

Lorsqu'il s'agissait du bactériophage de megatherium la présence du Mg^{++} n'était pas absolument nécessaire pour arriver à une adsorption maximale du bactériophage par le megatherium.

Une tentative faite pour arriver à une vue plus nette des rapports plus intimes entre la lyse et le Mg^{++} n'a pas abouti. Pour cette expérience il fallut disposer de gélose exempte de magnésie. J'ai pu l'obtenir en me servant de la méthode appliquée par le professeur BUNGENBERG DE JONG ¹⁾.

On coupe la gélose en parcelles, puis on le couvre d'eau distillée et le place dans la glacière au moins pendant douze heures. Puis on décante l'eau et on la remplace par une solution de 10 p.c. de NaCl. La gélose doit être complètement couverte par le liquide en abondance. Après un séjour réitéré de 12 heures dans la glacière on décante la solution de NaCl et on répète la manipulation dix fois de suite. Puis on remplace la solution NaCl par de l'eau distillée et on réitère également dix fois la manipulation.

Alors que la gélose ordinaire contient $1/10$ p.c. à peu près de magnésie, Mlle. STEENHAUER, Dr. ès sciences ²⁾, ne réussit plus à démontrer la présence de magnésie dans 3 g. de gélose qu'on avait traitée de la sorte, après avoir appliqué la microméthode extrêmement sensible au moyen de jaune de titane.

En mélangeant 30 g. de cette gélose avec un litre de milieu d'Uschinsky, exempt de magnésie, on a obtenu un milieu où se développaient aussi bien le megatherium 899 que le megatherium 338, bien que cela ne formât pas des plages aussi fortes que sur gélose ordinaire.

On étalait sur cette préparation de gélose, tout comme sur gélose préparée en mélangeant la gélose ordinaire avec le milieu Uschinsky exempt de magnésie, et aussi sur de la gélose peptonisée ordinaire:

a. Un mélange de Bacterium megatherium 338 sensible trois fois lessivé et de bactériophages, ennemis de cette souche sensible, suspendus dans de l'eau distillée exempte de magnésie.

b. Un mélange de Bacterium megatherium 338 trois fois lessivé, à qui on avait permis préalablement d'adsorber du Mg^{++} d'une solution de $1/10$ p.c. de $MgSO_4$, et de bactériophages suspendus dans de l'eau distillée, ennemis de cette souche sensible.

c. Un mélange de Bacterium megatherium 338 trois fois lessivé à qui on avait permis d'adsorber préalablement du Mg^{++} et de bactériophages suspendus dans du milieu d'Uschinsky contenant 300 mg oxalate de Mg par litre.

Le nombre de bactériophages apportés sur la gélose par 0.1 cmc de la suspension étalée, était tellement grand qu'il était impossible de les compter d'après la méthode que j'avais appliquée.

¹⁾ Thèse de doctorat Utrecht.

²⁾ Conservatrice du Laboratoire pharmaceutique de l'Université de Leyde.

Le résultat ne variait pas, c.-à-d. il ne se formait jamais de plages sur la gélose complètement exempte de magnésie. La couche des bactéries se développait d'une façon égale.

Par opposition nette avec ces résultats on constata que la couche des bactéries était toujours dévorée par les bactériophages dans les cultures sur gélose ordinaire, mélangé de milieu d'Ushinsky exempt de magnésie, et dans celles sur gélose peptonisée ordinaire.

On constata par conséquent que ni le Mg^{++} adsorbé à des bactéries ni Mg^{++} qui aurait pu se lier, le cas échéant, aux bactériophages, n'était capable de faire naître la lyse sur un milieu de culture ferme dépourvu de Mg, probablement parce que la concentration du Mg^{++} était devenue trop faible pour pouvoir aboutir à la lyse après la distribution des liquides sur la surface de la gélose.

Ce qui saute aux yeux c'est l'analogie de la nature indispensable du kation Mg^{++} pour la lyse par les bactériophages avec ce que nous savons du rôle que jouent divers kations lors de l'action de certains ferments.

Le fait a été démontré, ou en tout cas il est probable au plus haut degré que le kation forme avec le ferment des combinaisons et qu'il joue le rôle d'un co-ferment et que les fonctions du ferment doivent être attribuées à la combinaison ferment + co-ferment. Ni le ferment ni le co-ferment ne sont capables d'exercer ces fonctions tout seuls.

Pour d'autres ferments il faut expliquer l'action du kation par le fait qu'il se combine avec des matières qui pourraient enrayner autrement l'action du ferment.

Dans le cas des bactériophages qui ont fait l'objet de mes recherches on pourrait supposer que le kation doit jouer un rôle lors de la pénétration des bactériophages dans le microbe et dans la lyse qui en découle. Le résultat des recherches que je viens d'exposer n'étaye pas cette supposition.

En dernier lieu je veux relever les résultats d'expériences qui ont été faites dans le dessein de voir si, en cas de passage continu de *Bacterium megatherium* 899 lysogène et de *Bacterium megatherium* 338 lysogène à travers des milieux fermes et liquides dépourvus de magnésie, ces microbes peuvent être purifiés des bactériophages.

A cet effet les microbes en question ont été greffés vingt fois de suite dans:

- a. le milieu de Fraenkel;
- b. le milieu d'Ushinsky avec 1 p.c. d'oxalate de soude;
- c. sur gélose absolument privée de magnésie.

Ici également Mlle STEENHAUER a eu l'amabilité de collaborer avec moi et d'examiner les matières chimiques employées pour la préparation des milieux synthétiques au point de vue de leur tenue en magnésie. Elle a constaté qu'on n'a pas pu découvrir de magnésie dans aucun des produits chimiques mis en oeuvre dans les quantités employées, pas même en appliquant la microméthode du jaune de titane, exemption faite pour le

lactate d'ammonium où l'on a pu déceler de la magnésie dans des quantités minimales.

Or, on constata que le *Bacterium megatherium* 899, la souche lysogène de sa nature, ne peut être purifié des bactériophages en appliquant une des méthodes exposées plus haut. On ne peut pas démontrer la présence des bactériophages, même après trente transmissions successives sur gélose absolument exempte de magnésie, au moyen de la suspension de la souche de microbes et de la filtration de la masse ainsi obtenue.

Le *Bacterium megatherium* 338 lysogène se comportait tout autrement. On réussit à purifier définitivement les microbes des bactériophages par la voie de transmissions sur le milieu Fraenkel et sur gélose dépourvue de magnésie, au bout de dix transmissions, quelquefois même après huit transmissions.

Le *Bacterium megatherium* 338 continuait à produire des bactériophages, encore après 20 transmissions dans le milieu d'Ushinsky à qui on avait ajouté 1 p.m. d'oxalate de soude.

Les bactériophages se sont comportés, comme l'on a constaté, d'une façon curieuse au cours des recherches faites sur la formation des plages en se servant de ce milieu; cette recherche a été effectuée en étendant le filtrat du lysate sur gélose peptonisée ordinaire, solidifiée de biais enduite de *Bacterium megatherium* 338 lysogène. En examinant le filtrat de la huitième ou de la dixième transmission on constatait seulement au bout de 24 heures des plages si l'on examinait à la loupe les parties minces de la gélose les plus éloignées de l'eau de condensation. Quelquefois on voyait seulement au bout de 24 heures quelques rares plages bien nettes. Si l'on conservait les éprouvettes pendant 2 ou 3 fois 24 heures par une température de 25 centigrades, une modification se faisait dans la partie de la culture qui avait été humectée avec le filtrat. Le bord de la partie humectée se dessinait de plus en plus nettement et la couche de microbes située dans cette bordure était entamée lentement sans être complètement détruite. Après des journées de repos également la couche de microbes qui s'était amincie se révélait nettement. En l'examinant à la loupe on y constatait des plages minimales. On a l'impression que dans le milieu privé de magnésie il ne se forme pas moins de bactériophages que dans le milieu propice et contenant de la magnésie, mais que l'intensité de l'action des bactériophages a été fortement diminuée. On réussit à faire remonter la virulence après quatre passages des bactériophages dont l'intensité de l'action avait diminué au moyen de la transmission par le milieu de Fraenkel, 300 mg par litre, contenant de l'oxalate de magnésie, à tel point que l'on aboutissait à la disparition complète de la couche de gélose et que les plages formées étaient nettement visibles.

Bien qu'il fût impossible de prouver avec certitude que dans les milieux préparés avec des éléments exempts de magnésie ne se trouve en effet nulle trace de kations, il m'a fallu conclure que le *Bacterium megatherium* 899 lysogène peut faire naître des bactériophages aussi dans les milieux

absolument ou virtuellement dépourvus de magnésie, tandis que *Bacterium megatherium* 338 lysogène a besoin de quantités minima de Mg^{++} pour y arriver.

Bien que *Bacterium megatherium* 899 lysogène n'ait jamais perdu la faculté de former des bactériophages de quelque façon qu'on conduisit l'expérimentation dans un milieu exempt de magnésie, on a pourtant essayé de purifier ce microbe du bactériophage. Dans cette intention on a transmis six fois *Bacterium megatherium* 899 lysogène sur gélose exempte de magnésie. Avec beaucoup de précautions on a déposé une anse de la couche de culture dans un milieu de Fraenkel, sans toucher le milieu. On a réchauffé la suspension placée dans des tubes hermétiquement fermés, entièrement submergés dans de l'eau une heure durant jusqu'à 80 centigrades. Des anses de platine plus ou moins grandes de la suspension se sont formées dans le milieu de Fraenkel; dans un milieu d'Uschinsky, exempt de magnésie, et dans du bouillon. Tous les tubes de bouillon greffés laissaient voir des croissances mais des milieux de Fraenkel et d'Uschinsky seulement ces tubes-là où l'on avait introduit tant de suspension chauffée que le liquide en devenait trouble. Dans les tubes où les spores germaient et où la culture devenait positive, on a constaté toujours des bactériophages.

En observant cette expérience il parut non seulement que Mg^{++} est nécessaire à la formation de la lyse de *megatherium* sensible par le bactériophage *megatherium*, mais aussi que le développement de *Bacterium megatherium* est favorisé par là. La germination des spores de ces microbes n'a pas lieu dans un milieu exempt de Mg^{++} , à moins qu'on ne greffe de grandes quantités de matières contenant des spores dans le milieu exempt de Mg^{++} .

Si je m'étais servi uniquement de *Bacterium megatherium* 899 lysogène pour mes expérimentations, j'aurais confirmé la théorie de BORDET qui affirme que la formation du bactériophage est une fonction physiologique du microbe et que le bactériophage naît donc d'une façon endogène du microbe.

Or, puisque j'ai constaté aussi pour le *Bacterium megatherium* 338, que j'avais rendu lysogène d'une façon artificielle, une conduite, différente il est vrai quant à l'intensité de la formation du bactériophage, mais cependant conforme à celle de 899, les résultats de mes recherches ne peuvent point servir de confirmation aux théories de BORDET.

Si on voulait chercher l'explication de ces phénomènes, aussi pour le *Bacterium megatherium* 338, dans une fonction physiologique de ce microbe, alors cela équivaldrait à dire que j'aurais réussi à transformer les fonctions physiologiques du *Bacterium megatherium* 338 qui auparavant ne donnait pas naissance à des bactériophages, de telle façon que celui-ci, sans l'influence du bactériophage, se mettait à former des bactériophages. Transformer les fonctions physiologiques d'un microbe est une autre définition du terme rendre les microbes malades. On pourrait alors affirmer

à bon droit que j'avais rendu malade le microbe par l'influence du bactériophage ou, en d'autres termes, que j'avais infecté le microbe avec le bactériophage.

Aussi le problème de savoir pourquoi les souches lysogènes que j'ai examinées continuent à produire des bactériophages dans un milieu exempt de magnésie, tandis que les bactériophages produits par elles ne réussissent à se multiplier dans un milieu exempt du Mg^{++} , reste entier.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION.

Il a été prouvé la lyse de „*Bacterium megatherium*” lysable par un bactériophage antimegatherium est seulement possible en cas de présence du kation Mg^{++} .

La quantité minima qui est nécessaire correspond à une concentration d'à peu près 60 g. $MgSO_4$ par litre de liquide ou de milieu.

On ne peut remplacer le kation Mg^{++} par aucun des autres kations bivalents ou polyvalents.

Pour la production du bactériophage par la souche lysogène *Bacterium megatherium* 899 (DEN DOOREN DE JONG) la magnésie n'est pas nécessaire ou bien la présence de quantités qui se dérobent à la recherche suffit.

La souche du „*Bacterium megatherium* 338” rendue artificiellement lysogène occupe une place entre ces deux pôles extrêmes. Ce microbe ne peut pas produire le bactériophage sur un milieu solide qui a été dépourvu de magnésie mais il peut naître dans un milieu liquide qui a antérieurement contenu de la magnésie et qu'on en a privé par l'addition d'un p.c. d'oxalate de soude.

Il est impossible d'expliquer le rôle que joue le Mg^{++} dans la lyse.

Il découle du fait que j'ai constaté, savoir, qu'une souche rendue lysogène de façon artificielle continue à produire cependant des bactériophages dans un milieu qui est virtuellement dépourvu de magnésie, qu'il est peu possible que l'explication donnée par BORDET d'une conduite analogue de souches lysogènes examinées par lui à l'égard du calcium, explication d'après laquelle la production des bactériophages aurait été un phénomène physiologique de ces souches, soit juste.
